

Vergleichende Untersuchung über Struktur und topographische Verteilung der Herbstschen Körperchen und deren adaptive Bedeutung für die verschiedenen Funktionstypen der Vogelfüße

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der
Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
DORIS MARIA WALZTHÖNY
von Oberhelfenschwil (SG)

Begutachtet von
Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler

1981

**Vergleichende Untersuchung über Struktur und
topographische Verteilung der Herbstschen Körperchen
und deren adaptive Bedeutung für die verschiedenen
Funktionstypen der Vogelfüsse**

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der
Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von

DORIS MARIA WALZTHÖNY
von Oberhelfenschwil (SG)

Begutachtet von

Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler



INHALTSVERZEICHNIS

1.	Einleitung	6
2.	Material und Methoden	8
2. 1.	Material	8
2. 2.	Methoden	8
3.	Resultate	13
3. 1.	Lauf-Rennfuss	13
3. 1. 1.	Rhynchotus rufescens, Crypturi	14
3. 1. 2.	Gallus domesticus, Galli	15
3. 2.	Lauf-Schreitfuss	16
3. 2. 1.	Pyrrhuluda leucotis, Passeres	16
3. 2. 2.	Anthus spinoletta, Passeres	17
3. 3.	Schwimmfuss	18
3. 3. 1.	Spheniscus humboldti, Sphenisci	19
3. 3. 2.	Phalacrocorax carbo, Steganopodes	19
3. 3. 3.	Anas platyrhynchos, Anseres	20
3. 4.	Schwimm-Lauffuss	21
3. 4. 1.	Fulica atra, Grues	22
3. 4. 2.	Larus ridibundus, Laro-Limicolae	22
3. 5.	Sitzfuss	24
3. 5. 1.	Geopelia cuneata, Columbae	24
3. 5. 2.	Agapornis roseicollis, Psittaci	25
3. 5. 3.	Melopsittacus undulatus, Psittaci	25
3. 5. 4.	Psittacula krameri, Psittaci	26
3. 5. 5.	Jynx torquilla, Pici	27
3. 5. 6.	Coccothraustes coccothraustes, Passeres	23
3. 5. 7.	Lonchura striata, Passeres	28
3. 5. 8.	Nucifraga caryocatactes, Passeres	29
3. 6.	Lauf-Sitzfuss	31
3. 6. 1.	Columba livia, Columbae	31
3. 6. 2.	Platycercus degans, Psittaci	32
3. 6. 3.	Caprimulgus europaeus, Caprimulgi	33
3. 6. 4.	Turdus merula, Passeres	33
3. 6. 5.	Pica pica, Passeres	34

3. 7.	Klammer-Sitzfuss	36
3. 7. 1.	Acrocephalus palustris, Passeres	36
3. 7. 2.	Padda oryzivora, Passeres	37
3. 8.	Klammerfuss	38
3. 8. 1.	Colibri coruscans, Macrochires	38
3. 8. 2.	Apus apus, Macrochires	39
3. 9.	Kletterfuss	40
3. 9. 1.	Buccanodon leucotis, Pici	40
3. 9. 2.	Dendrocopus minor, Pici	41
3. 9. 3.	Sitta europaea, Passeres	42
3. 10.	Klammer-Kletterfuss	44
3. 10. 1.	Colius macrourus, Colii	44
3. 11.	Greiffuss	45
3. 11. 1.	Pernis apivorus, Falcones	46
3. 11. 2.	Falco tinnunculus, Falcones	46
3. 11. 3.	Asio otus, Striges	47
3. 12.	Qualitative Merkmale der Herbstschen Körperchen	49
3. 13.	Quantitative Merkmale der Herbstschen Körperchen	50
4.	Diskussion	52
4. 1.	Die adaptive Bedeutung morphologischer Strukturen	52
4. 1. 1.	Fussbeschilderung	52
4. 1. 2.	Der Bewegungsapparat	53
4. 2.	Verteilungsmuster der Herbstschen Körperchen	54
4. 2. 1.	Seitliche Verteilung der Herbstschen Körperchen	54
4. 2. 2.	Dorso-ventrale Verteilung der Herbstschen Körperchen	54
4. 2. 3.	Proximal-distale Verteilung der Herbstschen Körperchen entlang der Zehen- und Lauflängs- achsen	55

4. 3.	Merkmale der Herbstschen Körperchen	57
4. 4.	Anzahl der Herbstschen Körperchen	58
5.	Zusammenfassung	61
6.	Literatur	63
7.	Abbildungen	72
	Tabellen	104

1. EINLEITUNG

Der Vogelfuss, von den Zehenspitzen bis zum Intertarsalgelenk reichend, wurde im Verlauf der Stammesgeschichte strukturell an zahlreiche Funktionen, wie Stütze und Verankerung, Lokomotion, Thermoregulation, Nahrungsbeschaffung und Mithilfe bei der Nahrungsaufnahme adaptiert. Zu diesen Anpassungen gehören unter anderem die Anzahl und Stellung der Zehen, deren Proportionen und Phalangenverhältnisse, die Krallenform, sowie die Zehen- und Laufbekleidung.

Viele der erwähnten Funktionen sind kaum denkbar ohne Mechanorezeptoren, die mechanische Reize perzipieren, zum Nervenimpuls transduzieren und zu Prüf- und Kontrollmechanismen zum Zentralnervensystem weiterleiten.

Die verbreitetsten Mechanorezeptoren bei Vögeln sind nun die Herbstschen Körperchen. Sie perzipieren mechanische Reize (Vibrationen) und gehören wie die Vater-Pacinischen Körperchen der Säugetiere in den elektrophysiologischen Eigenschaften zum schnell adaptierenden Rezeptortyp (Dorward & McIntyre 1971, Gottschaldt 1974 a, 1974 b, Gregory 1973, Iggo 1976, Iggo & Gottschaldt 1974, Schwartzkopf 1948, Skoglund 1960).

Man findet die Herbstschen Körperchen gehäuft in mechanisch besonders beanspruchten Körperregionen, wie z. B. im Schnabel-Zungenbereich (Krulis 1978).

Die vielseitige Verwendung der Vogelfüße und deren unterschiedliche Anpassungen an Fortbewegungsweise und Habitat lassen deshalb unterschiedliche Verteilungsmuster dieser Herbstschen Körperchen erwarten.

Der Vergleich von anatomischen und funktionellen Merkmalen mit der Verteilung der Rezeptoren in den Füßen soll die Fragen beantworten, ob das Verteilungsmuster der Herbstschen Körperchen in den Füßen mit gleicher Funktion über-

einstimmend, also funktionell, oder unterschiedlich, eventuell zufällig ist.

Prof. Dr. V. Ziswiler möchte ich meinen Dank aussprechen für die Wahl des Themas und die Leitung der Arbeit.

Marcel Güntert überliess mir freundlicherweise die Vogelfüsse aus der Sammlung des Zoologischen Museums zur Bearbeitung.

Jürg Cambensy, Dr. Martina Dubach, Dieter Palmer, Ruth Landolt, alle Zoologisches Museum, Zürich; Dr. H. Ehrsam, Veterinär-bakteriologisches Institut, Zürich; Frau Prof. Dr. I. Gylstorff, Klinik für Innere Krankheiten der Tiere, Oberschleissheim; E. Ochs, Zoo, Köln; Dr. K. Robin, Tierpark Dählhölzli, Bern; Dr. D. Rüedi, Zoo, Basel; Dr. Burgl Teichmann, Vogelpark, Walsrode; Dr. P. Vogt, Zoo, Krefeld; Dr. J. Wensing, Zoo, Arnhem, haben für mich Vogelfüsse gesammelt und in Formalin fixiert. Ihnen allen möchte ich hier nochmals ganz herzlich danken. Ohne ihre Mithilfe beim Zusammentragen der Füsse wäre diese Arbeit nicht entstanden.

Mein herzlichster Dank gilt meinem Freund und Lebensgefährten Ingo Rieger, der mich all die Jahre hindurch aufgemuntert und mit vielen guten Ratschlägen beim Auswerten unterstützt hat.

2. MATERIAL UND METHODEN

2. 1. Material

Für die vergleichende Untersuchung wurden insgesamt 38 Füße von 33 Arten aus 26 Familien und 16 Ordnungen histologisch ausgewertet (Tab. 1). Aus Konventionsgründen wurden nach Möglichkeit nur linke Füße von adulten Vögeln geschnitten. Bei einigen Arten waren die linken Füße so stark beschädigt, dass die rechten zur Untersuchung beigezogen werden mussten. Stichprobenweise wurden rechter und linker Fuss eines Individuums und Füße mehrerer Individuen einer Art geschnitten und zur Prüfung der Uebereinstimmung miteinander verglichen.

2. 2. Methoden

Vogelfüße, bzw. Vogelbeine, wurden 2 Wochen bis mehrere Monate in 4 % oder 10 % Neutralformalin fixiert.

Die einzelnen Beinknochen, Femur, Tibiotarsus und Tarsometatarsus wurden zuerst nach Osterhaus (1962) und Reichenow (1905), die Zehen nach Blechschmidt (1929), Leisler (1975), Reichenow (1871) und Rüggeberg (1960) mit der Schublehre ausgemessen.

Entsprechend der Ausrichtung der Phalangen wurden folgende Zehenstellungen unterschieden (Tab. 2):

anisodactyl, zygodactyl, aniso-zygodactyl, heterodactyl, pamprodactyl, pampro-zygodactyl, ectropodactyl, syndactyl (Blechschmidt 1929, Bock & Miller 1959, Kopperi 1928, Reichenow 1871, Steinbacher 1935).

Nach Blechschmidt (1929) und Rüggeberg (1960) wurden die Zehenphalangen unterteilt in proximale Grund- und distale Endphalangen. Blechschmidt (1929) bezeichnet die 1. und 2. Phalange der II. und III. Zehe, die 1., 2. und 3. Phalange der IV. Zehe als Grundphalangen (g). Die restlichen Phalangen sind die Endphalangen (e). Rüggeberg (1960) hingegen rechnet die 1. Phalange der II. und III. Zehe, die 1.

und 2. Phalange der IV. Zehe zu den Grundphalangen. Die restlichen (distalen) Phalangen der Zehen II, III und IV nennt er Endphalangen. Die Blechschmidt- und Rüggeberg-Werte (Bl g, Bl e, Rü g, Rü e) erhält man durch Ausmessen der entsprechenden Grund- bzw. Endphalangen (Tab. 3). Die Blechschmidt- und Rüggeberg-Quotienten (Bl g:e, Rü g:e) erhält man durch Division der Grundphalangenlänge durch die Endphalangenlänge für jede Zehe, oder durch Division der durchschnittlichen Grundphalangenlänge der Zehen II, III und IV durch die durchschnittliche Endphalangenlänge der Zehen II, III und IV. Dieser letzte Quotient ergibt ein Mass für die Anpassung eines Fusses ans Baum- oder Bodenleben. Ist $\text{Bl g:e} > 3$, bzw. $\text{Rü g:e} > 0.75$, so sind die Endphalangen verkürzt (typischer Bodenfuss), ist aber $\text{Bl g:e} < 3$, bzw. $\text{Rü g:e} < 0.75$, so sind die Endphalangen den Grundphalangen gegenüber verlängert (typischer Baumfuss, Abb. 7). In der Beschreibung der Funktionstypen wird nur noch der durchschnittliche Blechschmidtsche Quotient der Zehen II, III und IV verwendet, weil er eindeutiger die Verkürzung, bzw. Verlängerung der Endphalangen widerspiegelt als der Rüggebergsche Quotient. In der vorliegenden Arbeit sind die Bl- und Rü-1-Werte für alle Füsse, die Rü-2-Werte noch für die Schwimm- und Schwimm-Lauffüsse (Abb. 2 d, e, 4 c, d, e) gemessen und berechnet worden.

Die meisten der untersuchten Vögel besaßen entweder zu kurze, abgebrochene, oder dann abnorm lange Krallen. Da die normale Länge der Krallen nicht bekannt war, wurde beim Messen der Bl- und Rü-1- und 2-Werte die Krallenlänge nicht einberechnet. Die Zehenlänge ist deshalb immer im ausgestreckten Zustand vom proximalen Ende der ersten Phalange bis zum distalen Hautende des letzten Phalangenabschnittes gemessen worden.

Alle Füsse wurden zur Entkalkung in Komplexon eingelegt, 1 Woche bis 2 Monate, je nach Härte und Grösse des Fusses,

und dann nochmals in 4 % Formalin für mindestens 1 Woche nachfixiert.

Bei *Spheniscus humboldti*, *Phalacrocorax carbo* und *Rhynchotus rufescens* mussten die Phalangenknochen herauspräpariert werden.

Die Einbettung der Zehen oder der ganzen Füße mit CO₂ in Ames O. C. T. Compound (Ames Company, Division Miles Laboratories, Inc., Elkhart, Indiana 46514, U. S. A.) bewährte sich. Im Cryocut wurden die einzelnen Zehen und der distale Lauf immer quer zur Längsachse von distal nach proximal in Serie 14 µm bis 20 µm dick geschnitten. Jeder 4. Schnitt wurde auf die mit Eiweiss-Glycerin nach Apathy (Romeis 1948) behandelten Objektträger aufgefangen, ca. 10 Minuten in 10 % Formalin nachfixiert und nach der HE-Färbung (Romeis 1948) in Malinol eingeschlossen.

Im Lichtmikroskop wurde jeder aufgezogene Schnitt (jeder 4. Schnitt absolut) nach Herbstschen Körperchen abgesucht, und jeder 16. Schnitt wurde genau ausgewertet. Es wurden alle Herbstschen Körperchen gezählt, die in den Schnitten zwischen jedem 16. auftraten, und zwar nur jene, die nicht an der gleichen Stelle im Zehenquerschnitt vorkamen. Ein und dasselbe Tastkörperchen wäre sonst mehrmals gezählt worden. Diese Rezeptoren sind nämlich im Durchschnitt 200 µm lang und liegen meistens parallel zur Zehenlängsachse. Für jedes gezählte Tastkörperchen wurde die topographische Lage, oben Mitte, oben Mitte bis Seite links, oben Mitte bis Seite rechts, Seite links, Seite rechts, unten bis Seite links, unten bis Seite rechts, unten Mitte, im Zehenquerschnitt nach einem standardisierten Schema (Abb. 2 bis 4) protokolliert, ebenso seine Ausrichtung bezüglich der Oberfläche und Zehenlängsachse und seine Besonderheiten, wie 2 oder mehr Innenkolben in einem gemeinsamen Aussenkolben, Verzweigungen des Nerven im Innenkolben und Abweichungen von der Grundform notiert.

Innerhalb der Bl-, Rü-1- und Rü-2-Abschnitte der Zehen II, III und IV und in der ganzen Länge der Zehe I wurden die Herbstschen Körperchen der gleichen topographischen Lage addiert, und die Summen in der entsprechenden topographischen Lage der schematischen Zehenquerschnitte eingetragen (Abb. 2 bis 4). Definitionsgemäss besitzen also nur jene Vögel Tastkörperchen auf der Unter- bzw. Oberseite, bei denen sie in der Mitte unten bzw. in der Mitte oben auftreten. Alle anderen Vorkommen von Herbstschen Körperchen werden für die Beurteilung der seitlichen Verteilung als lateral bezeichnet. Für die Untersuchung des dorso-ventralen und seitlichen Verteilungsmusters wurden die Tastkörperchen auf der Ober-, Unter-, der rechten und linken Zehenseite über die ganzen Zehenlängen addiert. Durch Vergleichen der Werte konnte entschieden werden, auf welcher Seite die meisten Tastkörperchen liegen.

Für alle Zehen und distalen Laufabschnitte wurde das proximal-distale Verteilungsmuster der Herbstschen Körperchen aufgetragen: In jedem 16. Schnitt wurden die Rezeptoren gezählt. Die Zahl wurde dann in Abhängigkeit von der Distanz zur Zehenspitze auf der schematischen Zehen- und Laufachse als schwarze Säule aufgetragen (Abb. 2 bis 4).

Um beurteilen zu können, ob ein Fuss proximal oder distal mehr Tastkörperchen enthält, wurde folgender Quotient gebildet: durchschnittliche Dichte der Herbstschen Körperchen (=Anzahl der Herbstschen Körperchen pro mm des betreffenden Zehenabschnittes) in den proximalen Bl-, bzw. Rü-Abschnitten der Zehen II, III und IV zur durchschnittlichen Dichte in den distalen Bl-, bzw. Rü-Abschnitten der Zehen II, III und IV (Tab. 4).

Um beurteilen zu können, ob eine einzelne Zehe proximal oder distal mehr Tastkörperchen enthält, wurde ebenfalls ein Quotient gebildet: Dichte der Herbstschen Körperchen (=Anzahl der Herbstschen Körperchen pro mm des betreffenden Zehenabschnittes) im proximalen Bl-, bzw. Rü-Abschnitt

der II., bzw. III. oder IV. Zehe zur Dichte im distalen Bl-, bzw. Rü-Abschnitt der II., bzw. III. oder IV. Zehe. Sind die genannten Quotienten grösser als 1, so weist der proximale Bl-, bzw. Rü-Abschnitt, mehr Tastkörperchen auf als der distale Bl-, bzw. Rü-Abschnitt.

Ebenso wurde die durchschnittliche Dichte der Herbstschen Körperchen im ganzen Fuss (=durchschnittliche Anzahl der Herbstschen Körperchen pro mm totaler Zehenlänge) berechnet.

Das Ausmessen der Herbstschen Körperchen und der Zehenhöhe erfolgte mit dem Messokular nach den folgenden Parametern (Abb. 1): Durchmesser Herbstscher Körperchen, Durchmesser Innenkolben, Breite Aussenkolben, Breite Kapsel, Abstand von äusserster Kapselzellschicht zu nächstgelegener Zehenoberfläche. Aus diesen Werten wurden die folgenden Quotienten berechnet (Tab. 5): Verhältnisse von Durchmesser Herbstscher Körperchen zu Zehenhöhe, von Durchmesser zu Länge Herbstscher Körperchen und von Abstand Herbstscher Körperchen bis Oberfläche zu Zehenhöhe.

3. RESULTATE

Für die vergleichende Untersuchung über Bau und Verteilung der Herbstschen Körperchen im Fussbereich der Vögel werden nachfolgend die untersuchten Species nach der Funktion ihrer Füße in Gruppen eingeteilt. Da die Füße meistens mehrere verschiedene Funktionen, wie Laufen und Sitzen, oder Klettern und Sitzen, ausüben müssen, wurde mit Hilfe von typischen anatomischen Merkmalen, wie z. B. Krallenkrümmung, Krallenstärke, Zehenstärke und Grad der Verkürzung der Endphalangen, entschieden, welche Hauptfunktion ein Fuss ausüben muss. Bei Füßen, bei denen dies nicht möglich war, wurden beide Hauptfunktionen genannt, wie z. B. Lauf-Sitzfuss.

3. 1. Lauf-Rennfuss

Der Lauf-Rennfuss ist anisodactyl. Er ist stark und kräftig gebaut, besitzt 3 (beim Strauss 2) gut entwickelte Vorderzehen und eine kleine, hoch am Lauf angesetzte Hinterzehe, die beim Pampastinamu nicht bekrallt ist. Die Krallen der Vorderzehen sind flach und eher kurz. Der typische Lauf-Rennfuss zeigt eine Reduktion der distalen Zehenphalangen ($g:e = 3$, Abb. 7) und vielfach auch eine Reduktion der Zehenzahl (Blehschmidt 1929, Bock & Miller 1959, Leisler 1975, Nel 1940, Osterhaus 1962, Reichenow 1871, Richardson 1942, Rüggeberg 1960, Stolpe 1932, Wortmann 1972). Breite Quertafeln bedecken die Oberseiten der Zehen und breite Quer- oder Gürteltafeln die Oberseite des Laufes. Die kleinen 6-seitigen Schilder der Zehenventralseite sind zu flachen Papillen umgewandelt. Die Lauf-Rennfüsse eignen sich zum schnellen Rennen, im Gegensatz zu den Lauf-Schreitfüßen, die eine laufende und trippelnde Fortbewegungsweise ermöglichen.

3. 1. 1. *Rhynchotus rufescens*, *Crypturi*

Die *Crypturi* gehören in die Verwandtschaft der Ratiten, sie stehen den *Nandus* (Rheae) besonders nahe. Wie die Laufvögel bewohnen sie flache, mit Büschen bestandene Flächen, Steppen und Pampas. Das Pampastinamu ist ein Bodenvogel, der sich schreitend und laufend fortbewegt. Im Gegensatz zu den Hühnern scharrt es nicht, sondern benützt den Schnabel zum Wenden und Aufwühlen der Erde (Skutch 1968).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen fehlen auf der Unterseite aller Zehen, ebenso auf der Oberseite von I und II, auf der Oberseite von III und IV sind sie spärlich vertreten. In allen Zehen versorgen sie hauptsächlich die Seiten, und zwar in der Hinterzehe die Aussen- und Innenseite gleich häufig. In der II. Zehe liegen die meisten Tastkörperchen auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Sie sind über die ganze Länge der Zehen verteilt, in den Aussenzeihen aber distal häufiger als proximal, in der III. Zehe sind sie distal nur wenig dichter verteilt als proximal, in der Hinterzehe liegen die 2 gezählten Tastkörperchen im proximalen Abschnitt (Abb. 4 a).

Im Lauf liegen die meisten Tastkörperchen auf der Ober- oder Dorsalseite bis zur Aussenseite hin verteilt. Sie fehlen ebenfalls auf der Laufunterseite.

Die Tastkörperchen liegen bevorzugt parallel zur Zehenlängsachse. Die wenigen Kerne des Aussenkolbens liegen meistens in der Mitte zwischen Innenkolben und Kapsel. Die Herbstschen Körperchen liegen durchschnittlich $230\text{ }\mu\text{m}$ unter der Zehenoberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $70\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 1. 2. Gallus domesticus, Galli

Der Stammvater des Haushuhns, Gallus bankiva, ist ein typischer bodenlebender Vogel, der Wälder und Waldlichtungen bewohnt. Das Haushuhn bewegt sich schreitend und laufend fort. Im Gegensatz zum Pampastinamu scharrt es mit den Füßen. Es besitzt die typischen Anpassungen ans Bodenleben: die distalen Phalangen sind stark verkürzt (Fischer 1946).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen kommen in allen Zehen auf beiden Seiten, sowie auf der Ober- und Unterseite vor. Sie fehlen nur in der Sohle der III. Zehe. In der Hinterzehe liegen die meisten Tastkörperchen auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Sie sind mit relativ kleinen Abständen untereinander über die ganzen Zehenlängen verteilt. In den Vorderzehen liegen im Bereich der Endphalangen deutlich mehr Tastkörperchen als in den Grundphalangen. Sie fehlen in den Zehenspitzen. In der Hinterzehe liegen sie im proximalen und mittleren Abschnitt (Abb. 2 a).

Beim Haushuhn zeichnen sich die Tastkörperchen durch viele Aussenkolbenkerne aus, die rund um den Innenkolben herum verteilt liegen. Häufig werden Rezeptoren gefunden, die weder parallel zur Oberfläche, noch parallel zur Zehenlängsachse liegen, sondern zufällig orientiert sind. Die Tastkörperchen liegen durchschnittlich $360\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $88\mu\text{m}$ (Tab. 5).

Vergleich (Tab. 4)

Die Füße des Pampastinamu und des Haushuhns, Angehörige zweier taxonomisch voneinander weit entfernter Ordnungen, zeigen im proximal-distalen Verteilungsmuster der Herbst-

schen Körperchen (Abb. 2 a) grosse Uebereinstimmung. Beide Vögel besitzen in den distalen Phalangen der III. und IV. und in der Mitte und im distalen Bereich der II. Zehe die meisten Tastkörperchen, die hier auch dichter verteilt liegen als in den proximalen Abschnitten. Das Verhältnis von durchschnittlicher Dichte der Herbstschen Körperchen in den proximalen Phalangen zur durchschnittlichen Dichte in den distalen der Vorderzehen beträgt bei beiden Vertretern 0.4 bis 0.5. Die Hinterzehen enthalten im proximalen und mittleren Bereich die meisten Tastkörperchen. Durchschnittlich werden 0.7 bis 1.2 Herbstsche Körperchen in 1 mm Zehenlänge gezählt. Auf der Oberseite liegen immer mehr als auf der Unterseite, wo sie beim Pampastinamu im ganzen Fuss fehlen. In der seitlichen Verteilung kommen immer auf der Seite zur nächst liegenden Zehe die meisten Tastkörperchen vor: in der Hinterzehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Modifikationen, wie 2- oder mehr-kolbige Tastkörperchen, sind in den Lauf-Rennfüssen selten.

3. 2. Lauf-Schreitfuss

Der Lauf-Schreitfuss ist ebenfalls anisodactyl. Im Gegensatz zum Lauf-Rennfuss eignet er sich zu schnellem Trippeln. Die Papillen auf den Zehenballen sind flach. Die Krallen sind schmal und flach und an der Hinterzehe verlängert. Die distalen Phalangen sind kaum verkürzt (siehe 3, Abb. 7), hingegen sind die mittleren Phalangen der Vorderzehen stark reduziert (Nel 1940). Die Zehen sind eher kurz.

3. 2. 1. Pyrrhuluda leucotis, Passeres

Die Weissswangenlerche bewohnt offene Gebiete, auch Halbwüsten (Heinzel et al. 1972, Ziswiler 1976). Sie ist ein typischer Bodenvogel, der sich laufend und schreitend fortbewegt (Kunkel 1962, Palmgren 1937). Bei den Lerchen wird

die Verkürzung der Zehenlänge durch die Reduktion der mittleren Phalangenglieder erreicht (Nel 1940).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen sind in allen Zehen recht zahlreich. Sie fehlen immer auf der Unterseite, in der IV. Zehe auch auf der Oberseite. Am häufigsten sind sie in der Hinterzehe auf beiden Seiten, in der II. auf der Seite zur III., in der III. oben und auf beiden Seiten, in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. In der I. und III. Zehe findet man sie proximal, in der II. und IV. Zehe distal häufiger und dichter beisammen (Abb. 4 b).

Im Lauf liegen sie auf der Dorsal- und Aussenseite.

Modifikationen, wie 2- bis mehr-kolbige Tastkörperchen, sind selten. Die Rezeptoren sind hauptsächlich parallel zur Zehenlängsachse orientiert. Sie liegen durchschnittlich $140\text{ }\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $47\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 2. 2. *Anthus spinoletta*, Passeres

Der Wasserpieper bewohnt Berggipfel, Bergwiesen und felsige Küsten. Er hält sich hauptsächlich am Boden auf (Kunkel 1962, Rüggeberg 1960), wo er sich laufend und mit dem typischen Nachfedern des hinteren Körperteils fortbewegt (Daanje 1951, Kunkel 1962, Palmgren 1937, Rüggeberg 1960).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Sie kommen in allen Zehen, und zwar bevorzugt seitlich, vor. Sie fehlen im ganzen Fuss auf der Unterseite, und in allen ausser der III. Zehe auch auf der Oberseite. Die meisten Tastkörperchen liegen in der Hinterzehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Sie sind über die ganze Zehenlänge verteilt, in der I. und III. proximal, in der II. und IV. Zehe distal häufiger (Abb. 2 b).

Wenige Tastkörperchen liegen auf der Oberseite des Laufs.

Die meisten Tastkörperchen liegen parallel zur Zehenoberfläche. Sie sitzen durchschnittlich $100\text{ }\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $42\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5).

Vergleich (Tab. 4)

Die Füße der Weisswangenlerche und des Wasserpiepers, zweier nicht näher miteinander verwandter Singvögel, zeigen deutliche Uebereinstimmungen im proximal-distalen Verteilungsmuster der Herbstschen Körperchen. In der III. Zehe sind die Rezeptoren proximal häufiger und dichter verteilt, in den Aussenzeihen sind sie vor allem distal und in der Hinterzehe proximal zu finden. Das Verhältnis von durchschnittlicher Dichte der Herbstschen Körperchen in den proximalen Phalangen zur durchschnittlichen Dichte in den distalen der Vorderzeihen beträgt bei beiden Vertretern 0.7. Die Tastkörperchen fehlen in den Lauf-Schreitfüßen auf der Unterseite. Im seitlichen Verteilungsmuster kommen die meisten Körperchen in der Hinterzehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin vor. Die durchschnittliche Anzahl pro mm Gesamtzeihenlänge beträgt bei beiden 1.2. 2- und mehrkolbige Tastkörperchen sind äusserst selten. Die Rezeptoren orientieren sich hauptsächlich parallel zur Zeihenlängsachse.

3. 3. Schwimmfuss

Der Schwimmfuss ist anisodactyl. Er besitzt meistens lange, kräftige Vorderzeihen, die durch Schwimmhäute untereinander verbunden sind. Beim Kormoran ist auch die Hinterzehe durch eine Schwimmhaut mit den übrigen Zeihen verbunden (Kopperi 1928, Reichenow 1871, Stolpe 1932). Die Krallen der Vorderzeihen sind kräftig und flach ausgebildet. Die Hinterzehe ist meistens kurz und hoch am distalen Lauf angesetzt. Der Hinterzehe des Humboldt-Pinguins fehlen sogar

die Phalangenknochen. Quer- oder Gürteltafeln bedecken die Oberseiten der Zehen, kleine 6-seitige Schilder die Schwimmhäute und Zehenunterseiten. Die Endphalangen sind verkürzt (g:e 3, Abb. 7).

3. 3. 1. *Spheniscus humboldti*, *Sphenisci*

Der Humboldt-Pinguin bewohnt Inseln im Südatlantik und Südpazifik, wo er hauptsächlich in Felsgrotten, seltener in Guanohöhlen, nistet. An Land bewegt er sich steil aufgerichtet und sehr geschickt fort, und selbst Schlamm, Geröll, blanke Felsen bilden für ihn keine Hindernisse (Stonehouse 1968).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen kommen in den Vorderzehen auf der Ober- und Unterseite, an den Seiten und sogar auf den Schwimmhäuten vor. In der II. Zehe liegen die meisten Rezeptoren auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Die Tastkörperchen verteilen sich, mit grossen Abständen untereinander, über die ganze Länge der Zehen II, III und IV (Abb. 4 c).

Die Tastkörperchen sind bevorzugt parallel zur Zehenlängsachse orientiert. Sie liegen durchschnittlich $360\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $90\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 3. 2. *Phalacrocorax carbo*, *Steganopodes*

Der Kormoran lebt an Meeresküsten, an Binnenseen und Flüssen (Heinzel et al. 1972). Er ist für die Lokomotion in der Luft und im Wasser gleichermaßen gut eingerichtet (van Tets 1968). An Land bewegt er sich aufrecht und unbeholfen fort. Beim Schwimmen stösst er die Füße parallel zueinander unter dem Körper nach hinten (Ziswiler 1976).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen sind in allen Zehen und sogar

in den Schwimmhäuten vertreten. Sie kommen auf allen Seiten, auf der Ober- und Unterseite vor. Sie fehlen nur in der I. und III. Zehe auf der Oberseite. In der I. Zehe sind die meisten Tastkörperchen auf der Seite zur II., in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur II. und in der IV. schliesslich auf der Seite zur III. Zehe hin verteilt. Sie liegen in der II. und III. Zehe in der Mitte und distal dicht beisammen, in der I. und IV. sind sie proximal häufiger als distal vorhanden. In den Zehenspitzen fehlen sie. Sonst sind sie über die ganze Zehenlänge verteilt (Abb. 4 d).

Die Tastkörperchen orientieren sich bevorzugt parallel zur Zehenlängsachse. 2-kolbige Körperchen kommen beim Kormoran recht zahlreich vor. Die Rezeptoren liegen durchschnittlich $290\text{ }\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt $68\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 3. 3. *Anas platyrhynchos*, Anseres

Die Stockente lebt an offenen, stehenden und fliessenden Gewässern und auch an Küsten. An Land bewegt sich diese typische Schwimmente watschelnd fort.

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: In allen Zehen kommen Herbstsche Körperchen vor, und zwar auf der Ober- und Unterseite und je seitlich. Sie fehlen nur in der I. und II. Zehe je auf der Innenseite und in der III. Zehe auf der Unterseite. Sie werden sogar am Rande der Schwimmhaut, beim Uebergang der Schwimmhaut in die Zehenhaut, gefunden. In der I. Zehe liegen die meisten Körperchen oben und unten, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV., ebenso oben und unten, und in der IV. Zehe unten und auf der Aussenseite. In allen Zehen treten die Tastkörperchen mit grossen Abständen untereinander über die ganze Länge verteilt auf. In der IV. Zehe sind sie distal, in der II. und III. proximal häufiger und dichter beisammen (Abb. 2 d).

Die Herbstschen Körperchen der Enten zeichnen sich durch besonders wenige Aussenkolbenkerne und viele Innenkolbenkerne aus. Auch hier sind die Tastkörperchen parallel zur Zehenlängsachse orientiert. Sie liegen durchschnittlich $190\text{ }\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $79\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5).

Vergleich (Tab. 4)

Die untersuchten Schwimmfüsse besitzen nur wenige Herbstsche Körperchen. Die durchschnittliche Anzahl Tastkörperchen pro mm Zehenlänge liegt zwischen 0.2 und 0.4. Sie sind über die ganzen Zehenlängen mit grossen Abständen untereinander verteilt. Das Verhältnis von durchschnittlicher Dichte der Herbstschen Körperchen in den proximalen Phalangen zur durchschnittlichen Dichte in den distalen der Vorderzehen nach Blechschmidt beträgt in den Schwimmfüssen 0.97. An den Zehenspitzen fehlen die Tastkörperchen. In den Schwimmhäuten liegen wenige, hingegen sind sie auf den Zehenunterseiten relativ häufig.

In der seitlichen Verteilung kommen die meisten Tastkörperchen in der I. Zehe auf der Innenseite, beim Kormoran auf der Seite zur II. Zehe, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin vor. 2-kolbige Tastkörperchen werden nur beim Kormoran häufig gefunden.

3. 4. Schwimm-Lauffuss

Vögel, die Schwimm-Lauffüsse besitzen, bewegen sich sowohl im Wasser wie auch an Land geschickt fort. Die Vorderzehen sind mit Schwimmhäuten verbunden (Laridae) oder mit eingeschnürten Lappen versehen (Fulica). Die Hinterzehe ist relativ hoch am Lauf angesetzt. Die Krallen sind abgeflacht und als Nägel ausgebildet. Die distalen Phalangen sind wenig verkürzt (g:e 3.3, Abb. 7). Die Ballen der Zehenunterseiten sind flach.

3. 4. 1. *Fulica atra*, Grues

Das Blässhuhn lebt in der Uferzone von vegetationsreichen Binnengewässern. Es besitzt wohl die langen Zehen, die für Schwimmvögel charakteristisch sind, weist aber Beinproportionen auf, die typisch für laufende Vögel sind (Engels 1938, Sigmund 1959). An Land bewegt es sich trippelnd fort (Hesse 1920).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen kommen in allen Zehen auf beiden Seiten, auf der Ober- und Unterseite und in den Schwimm-lappen vor. Sie fehlen nur in der II. Zehe unten. In der I. Zehe liegen die meisten Tastkörperchen auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. Zehe auf der Seite zur III. hin. An den Zehenspitzen treten sie am häufigsten auf, im mittleren Abschnitt fehlen sie ganz, und im proximalen sind nur wenige, mit relativ grossen Abständen untereinander, verteilt (Abb. 4 e).

Die Tastkörperchen orientieren sich hauptsächlich parallel zur Zehenlängsachse und zur Oberfläche. Modifikationen sind selten. Sie liegen durchschnittlich $260\text{ }\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt $71\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 4. 2. *Larus ridibundus*, Laro-Limicolae

Die Lachmöve bewohnt Sümpfe, Schilf, feuchte Wiesen, Felder und Gewässer. Sie bewegt sich am Land trippelnd und laufend fort. Der Tibiotarsus ist der längste Knochen der Hinterextremität (Dinnendahl & Kramer 1957).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen kommen in allen Zehen vor. Sie versorgen beide Seiten, sowie Ober- und Unterseite der Zehen und die Schwimmhäute. Sie fehlen nur auf der Innen- und Aussenseite der Hinterzehe und auf der Oberseite der IV. Zehe. In der Hinterzehe findet man die meisten Tastkörperchen auf der Unterseite, in der II. auf der Innen-

seite, in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. Zehe an der Unterseite. Die Tastkörperchen sind proximal-distal mit relativ grossen Abständen verteilt. Es fällt auf, dass sie in den Vorderzehen distal etwas häufiger vorkommen und dichter beisammen liegen als proximal (Abb. 2 e).

Im distalen Lauf liegen sie auf der Ventral- und Aussen-seite.

Modifikationen, wie 2- bis mehr-kolbige Tastkörperchen, sind selten. Die Rezeptoren sind mit ihrer Längsachse parallel zur Zehenoberfläche orientiert. Sie liegen durchschnittlich $160\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $56\mu\text{m}$ (Tab. 5).

Vergleich (Tab. 4)

Schwimm-Lauffüsse sind gekennzeichnet durch Dichtemaxima von Herbstschen Körperchen in den distalsten Phalangen und durch spärliches Vorkommen in den mittleren und proximalen Abschnitten der Vorderzehen. Die Hinterzehen enthalten ebenfalls distal mehr Tastkörperchen als proximal. Das Verhältnis von durchschnittlicher Dichte der Herbstschen Körperchen in den proximalen Phalangen zur durchschnittlichen Dichte in den distalen der Vorderzehen beträgt bei den Schwimm-Lauffüssen 0.3. Die durchschnittliche Anzahl Herbstscher Körperchen pro mm Gesamtzehenlänge liegt im Bereich zwischen 0.3 und 0.7. Sie werden auch in den Schwimmhäuten gefunden. Die seitliche Verteilung ist genau gleich wie bei den übrigen anisodactylen Füßen: die meisten Tastkörperchen liegen in der I. Zehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Sie sind hauptsächlich parallel zur Zehenlängsachse orientiert. Modifikationen, wie 2- und mehr-kolbige Körperchen, sind sehr selten.

3. 5. Sitzfuss

Die wichtigsten Merkmale des Sitzfusses sind die Verlängerung der Endphalangen gegenüber den Grundphalangen ($g:e < 3$, Abb. 7), schmale und gekrümmte Krallen, deutlich voneinander abgegrenzte Zehenballen und 6-seitige kleine Schilder auf der Zehenunterseite, wo sie zu spitzen Papillen umgewandelt sind (Blaszyk 1935 II, Bock & Miller 1959, Clark 1972, Graefe 1963, Leisler 1975, Lennerstedt 1972, Reichenow 1871). Sitzfüsse können zygodactyl (Psittaci) oder anisodactyl (Passeres, Columbae) sein.

3. 5. 1. *Geopelia cuneata*, Columbae

Das Diamanttäubchen bewohnt die baumbestandenen Gebiete Australiens. Es wird vor allem auf den Bäumen sitzend und selten auf dem Boden laufend und schreitend beobachtet.

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen kommen in allen Zehen vor. Im linken Fuss findet man sie nie auf der Unterseite, im rechten liegt nur ein einziges Tastkörperchen an der Fusssohle der III. Zehe. Sonst sind sie seitlich und auf der Oberseite anzutreffen. In der II. Zehe des linken Fusses fehlen sie auch auf der Oberseite. In beiden Füßen liegen sie in der Hinterzehe am häufigsten auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. oben und auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Die Tastkörperchen sind über die ganzen Zehenlängen zahlreich verteilt, proximal sind sie aber dichter beisammen und häufiger als distal. In der Spitze der Hinterzehe fehlen sie. Unterschiede zwischen rechtem und linkem Fuss bestehen nur in der absoluten Anzahl Tastkörperchen (der rechte enthält total 182, der linke nur 94 Herbstsche Körperchen), nicht aber in der Verteilung und in der topographischen Lage (Abb. 3 a, b).

Im Lauf liegen die Herbstschen Körperchen auf der Dorsal-, Innen- und Aussenseite.

Die Aussenkolben enthalten sehr viele Kerne. Im Durchschnitt werden auf jeder Seite des Innenkolbens 20 Innenkolbenkerne gezählt. Die Tastkörperchen liegen sowohl senkrecht als auch parallel zur Zehenoberfläche, oft werden sie neben Blutgefässen gefunden, ähnlich wie bei der Haustaube. Die Körperchen liegen durchschnittlich $120\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt $47\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 5. 2. *Agapornis roseicollis*, Psittaci

Das Rosenköpfchen ist ein typischer Baumvogel.

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen:
Die Herbstschen Körperchen sind in allen Zehen zahlreich auf beiden Seiten und auf der Ober- und Unterseite. Sie fehlen nur an der Sohle der I. und II. Zehe. Die meisten Tastkörperchen sitzen in der I. Zehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. oben und je seitlich und in der IV. auf der Aussenseite und auf der Seite zur I. Zehe hin. Sie sind über die ganzen Zehenlängen verteilt, in der II. und IV. Zehe stehen sie distal dichter als proximal. In der I. und III. Zehe sind sie proximal und distal gleich häufig und dicht verteilt. Im Lauf liegen die Tastkörperchen auf beiden Seiten und dorsal (Abb. 4 f).

Sie sind zufällig orientiert innerhalb der Zehen. Sie liegen durchschnittlich $140\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Ihr Durchmesser beträgt im Schnitt $43\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 5. 3. *Melopsittacus undulatus*, Psittaci

Der Wellensittich bewohnt die mit Gras und Büschen bewachsenen Ebenen Australiens. Sein dünner, schlanker Fuss mit den langen, feinen Zehen ist kein Kletterfuss, sondern funktionell ein ausgesprochener Sitzfuss.

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen:
Die Herbstschen Körperchen kommen in allen Zehen auf bei-

den Seiten, auf der Ober- und Unterseite vor. Sie fehlen nur an der Sohle der I. Zehe. Die meisten Tastkörperchen liegen in der I. Zehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Aussenseite und auf der Seite zur II. und schliesslich in der IV. auf der Aussenseite und auf der Seite zur I. Zehe hin. In der I. sind sie proximal, in der II., III. und IV. Zehe in der Mitte und distal sehr häufig und ebenfalls dicht beisammen vertreten (Abb. 4 g).

Im distalen Lauf liegen die Tastkörperchen hauptsächlich auf der Dorsalseite.

Der Aussenkolben enthält nur wenige Kerne. Den Innenkolben flankieren auf jeder Seite durchschnittlich 18 Innenkolbenkerne. Modifikationen, wie verzweigte Innenkolben, sind beim Wellensittich sehr häufig. Die Tastkörperchen sind zufällig orientiert. Sie liegen durchschnittlich $120\text{ }\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Ihr Durchmesser beträgt $43\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 5. 4. *Psittacula krameri*, *Psittaci*

Der Kleine Alexandersittich ist ein typischer baumlebender Vogel.

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Tastkörperchen sind in allen Zehen und rund um die Längsachse sehr zahlreich. Die meisten liegen in der I. und II. Zehe auf der Innenseite, in der III. und IV. je auf der Unterseite. Dabei fällt auf, dass die Häufigkeitsunterschiede der Körperchen zwischen seitlich, oben und unten sehr klein sind. Sie verteilen sich über die ganzen Zehenlängen. Im distalen Bereich von I, III und IV liegen mehr Tastkörperchen als proximal (Abb. 4 h).

Der Aussenkolben ist kernlos. Die Kapsel besteht aus 2 bis 3 Zellschichten. Entlang dem Innenkolben werden durchschnittlich 20 Schwannsche Zellkerne (Innenkolbenkerne) pro Seite gezählt (Abb. 8). Die Tastkörperchen liegen durchschnittlich

170 μ m unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt 43 μ m (Tab. 5).

3. 5. 5. *Jynx torquilla*, Pici

Der Wendehals bewohnt lichte Laub- und Mischwälder, Parks, Obstanlagen und grössere Gärten. Auf dem Boden bewegt er sich hüpfend, auf den Bäumen mehr kriechend als kletternd über die Aeste. Sein Fuss ist denn auch kein eigentlicher Kletterfuss. Seine Krallen sind nämlich klein und wenig gekrümmt, die I. und IV. Zehe sind seitlich vom Tarsometatarsus nach hinten gerichtet, die einander gegenüberstehenden Zehen III und IV sind lang und dick, die I. und II. Zehe relativ kurz und dünn. Diese Eigenschaften sind die Merkmale eines Sitzfusses (Bock & Miller 1959, Nel 1940).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen kommen in allen Zehen vor, und zwar hauptsächlich seitlich. Auf der Unterseite fehlen sie in allen Zehen, ausser der IV. In der I. Zehe fehlen sie auch auf der Oberseite. Die meisten Tastkörperchen liegen in der I. Zehe auf der Innenseite, in der II. auf der Oberseite, in der III. auf der Aussenseite und auf der Seite zur II. und in der IV. Zehe oben und auf der Aussenseite. Man findet sie in der I. und II. Zehe vor allem proximal und in der Mitte, in der III. und IV. mit relativ grossen Abständen über die ganze Länge verteilt. Sie sind proximal dichter angeordnet und häufiger vorkommend als distal. Die III. und IV. Zehe haben ungefähr die gleiche Rezeptorrendichte (Abb. 4 i).

Im distalen Lauf liegen die Tastkörperchen auf der Dorsal-seite.

Die Aussenkolbenkerne liegen direkt unterhalb der Kapsel. Die meisten Körperchen orientieren sich parallel zur Zehenoberfläche. Modifikationen, wie verzweigte Innenkolben, sind sehr häufig. Die Tastkörperchen liegen durchschnittlich 150 μ m unter der Oberfläche. Ihr Durchmesser beträgt im

Schnitt 55 μ m (Tab. 5).

3. 5. 6. *Coccothraustes coccothraustes*, Passeres

Der Kirschkernbeisser bewohnt Baumkronen von Laub- und Mischwäldern, Parkanlagen und Gärten.

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen:
Die Herbstschen Körperchen kommen in allen Zehen vor, und zwar immer auf den Seiten und oben. Sie fehlen im ganzen Fuss auf der Unterseite und in der IV. Zehe auch auf der Oberseite. Die meisten Tastkörperchen liegen in der Hinterzehe auf der Innenseite und oben, in der II. auf der Seite zur III., in der III. oben und auf beiden Seiten und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Die meisten Rezeptoren liegen in der I. und III. Zehe im proximalen und mittleren, in der II. und IV. Zehe im distalen Bereich (Abb. 4 k).

Im distalen Lauf liegen sie dorsal und auf beiden Seiten. Der Aussenkolben enthält viele Kerne, die alle lang und schmal sind und parallel zur Kapsel liegen. Die Kapsel der meist parallel zur Oberfläche orientierten Körperchen ist 3-schichtig. Die Tastkörperchen liegen durchschnittlich 130 μ m unter der Oberfläche. Ihr Durchmesser beträgt 40 μ m (Tab. 5).

3. 5. 7. *Lonchura striata*, Passeres

Das Bronzemännchen, die Wildform des Japanischen Mövchens, bewohnt Schilfbestände, Bäume und Büsche. Es bewegt sich im Geäst hüpfend fort (Kunkel 1962).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen:
Tastkörperchen kommen in allen Zehen vor, auf beiden Seiten und dorsal. Sie fehlen im ganzen Fuss auf der Unterseite, in der IV. Zehe zusätzlich noch auf der Oberseite. Die meisten Tastkörperchen liegen in der Hinterzehe auf der Aussen- und Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Oberseite und in der IV. auf der

Seite zur III. Zehe hin. Sie verteilen sich, im Gegensatz zu den anderen Passeres, mit relativ kleinen Abständen untereinander über die ganze Zehenlänge. In der I. und III. liegen proximal mehr als distal, in der II. und IV. Zehe in der Mitte und distal mehr Tastkörperchen als proximal. Im distalen Lauf sind sie hauptsächlich auf der Oberseite verteilt (Abb. 2 f).

Modifikationen, wie 2-kolbige Körperchen, sind häufig. Der Aussenkolben ist praktisch kernlos. Die Kapsel besteht aus 2 bis 3 Zellschichten. Die Tastkörperchen liegen durchschnittlich $100\mu\text{m}$ unter der Zehenoberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $37\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 5. 8. Nucifraga caryocatactes, Passeres

Der Tannenhäher bewohnt Nadel- und Mischwälder, wo er sich hüpfend von Ast zu Ast bewegt.

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Tastkörperchen kommen in allen Zehen vor, und zwar auf beiden Seiten und oben. Sie fehlen im ganzen Fuss auf der Unterseite, in der Hinterzehe zusätzlich noch auf der Oberseite. Die meisten Tastkörperchen liegen in der Hinterzehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. oben und auf beiden Seiten und in der IV. oben und auf der Seite zur III. Zehe hin. Auch beim Tannenhäher verteilen sich die Tastkörperchen über die ganze Zehenlänge. Dabei fällt auf, dass sie in der II. und IV. Zehe distal weitaus häufiger sind als proximal (Abb. 4 l). Die Längsachsen der Tastkörperchen sind im allgemeinen parallel zur Zehenlängsachse orientiert. Sie liegen durchschnittlich $250\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Ihr Durchmesser beträgt im Schnitt $48\mu\text{m}$ (Tab. 5, Abb. 8 d).

Vergleich (Tab. 4)

Die Sitzfüsse weisen weniger Gemeinsamkeiten im proximal-distalen Verteilungsmuster der Herbstschen Körperchen auf als die übrigen Funktionstypen. Die III. Zehe besitzt proximal mehr oder gleich viele Tastkörperchen wie distal, die II. und IV. Zehe distal mehr als proximal, und zwar sowohl im zygodactylen als auch im anisodactylen Sitzfuss. Ausnahmen sind *Psittacula* und *Jynx*. In der I. Zehe werden die meisten Tastkörperchen im proximalen und mittleren Abschnitt gefunden. Das Verhältnis von durchschnittlicher Dichte der Herbstschen Körperchen in den proximalen Phalangen zur durchschnittlichen Dichte in den distalen der Zehen II, III und IV beträgt nach Blechschmidt 1.4, nach Rüggeberg 1.0. Die durchschnittlichen Anzahlen Herbstscher Körperchen pro mm Gesamtzehlenlänge sind nicht einheitlich. Sie reichen von 0.6 (*Coccothraustes*) bis 3.3 (*Melopsittacus*). Alle untersuchten Vögel mit Sitzfüssen besitzen auf den Zehenoberseiten mehr Tastkörperchen als auf den Unterseiten, wo sie bei den Vertretern der Passeres ganz fehlen. Nur *Psittacula* weist auf den Zehenunterseiten mehr Rezeptoren auf.

Im anisodactylen Fuss liegen die meisten Herbstschen Körperchen in der Hinterzehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin.

Im zygodactylen Fuss hingegen kommen die meisten Rezeptoren in der I. Zehe auf der Innenseite oder der Seite zur IV., in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur II. und in der IV. auf der Seite zur I. Zehe hin vor.

3. 6. Lauf-Sitzfuss

Der Lauf-Sitzfuss ist anisodactyl (Columba) oder zygodactyl (Platycercus). Er besitzt Merkmale sowohl des Lauf- als auch des Sitzfusses. Auf den Ballen der Zehenunterseiten sind die kleinen 6-seitigen Schilder zu flachen Papillen umgewandelt. Die Zehenoberseiten sind mit breiten Quer- tafeln oder Schildern bedeckt. Die Krallen sind kräftig und leicht gebogen. Die distalen Zehenelemente sind wenig oder gar nicht verkürzt (g:e ~ 3, Abb. 7). Lauf-Sitzfüsse besitzen jene Vögel, die sowohl Baum- als auch Bodenbewohner sind.

3. 6. 1. Columba livia, Columbace

Die Haustaube bewohnt Felsen, Höhlen und Hausdächer. Femur und Tarsometatarsus sind kurz (Palmgren 1937, Rüggeberg 1960). Fisher (1956, 1957) hat beobachtet, dass Tauben beim Landen die Füße nicht gleichzeitig aufsetzen, sondern kurz nacheinander, und dass einzelne Tauben beim Landen entweder den rechten oder den linken Fuss bevorzugt aufsetzen. Sie zeigen also eine bestimmte "Füssigkeit" beim Aufsetzen.

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Herbstsche Körperchen sind in allen Zehen vertreten, auf beiden Seiten, oben und unten. Sie fehlen nur in der Hinterzehe auf der Aussenseite, in der II. Zehe oben, und in der IV. sowohl oben als auch unten. Sie sind am häufigsten in der I. Zehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Man findet sie auf der ganzen Zehenlängsachse verteilt, nur mit relativ kleinen Abständen untereinander (Abb. 2 c).

Im distalen Lauf liegen die Herbstschen Körperchen dorsal und zwischen oberer Mitte und Aussenseite.

Die Aussenkolben der Taubentastkörperchen enthalten sehr viele Kerne. Im Durchschnitt werden auf jeder Seite des In-

nenkolbens 20 Innenkolbenkerne gezählt. Die Tastkörperchen liegen sowohl senkrecht als auch parallel zur Zehenoberfläche, oft werden sie neben Blutgefässen gefunden. Sie liegen durchschnittlich $310\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Ihr Durchmesser beträgt im Schnitt $66\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 6. 2. *Platycercus degans*, *Psittaci*

Der Plattschweifsittich wird häufiger auf dem Boden als auf den Bäumen beobachtet. Er ist ein guter Läufer auf dem Boden, aber ein ausgesprochen schlechter Kletterer auf den Bäumen (Brehm 1911). Beim Klettern nimmt er den Schnabel zu Hilfe.

Bei einigen Papageienarten ist übrigens eine Linksfüssigkeit von 60 % bis 100 % nachgewiesen worden (Friedmann & Davis 1938). McNeil et al. (1971) nehmen an, dass Skelett-Asymmetrien für bestimmte Füssigkeiten bei verschiedenen Vögeln verantwortlich sein könnten. Palmgren zählt die Plattschweifsittiche zu den "Schreiter-Hüpfern"

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Tastkörperchen sind in allen Zehen zahlreich auf den Seiten, oben und unten. Sie fehlen nur auf der Unterseite der I. Zehe. In beiden Füßen wurden die meisten Tastkörperchen auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur II. und auf der Aussenseite und schliesslich in der IV. auf der Aussenseite und auf der Seite zur I. Zehe hin gefunden. Die Rezeptoren sind über die ganzen Zehenlängen verteilt, nur in der II. Zehe distal dichter beisammen liegend als proximal. Wie beim Diamanttäubchen ist der rechte Fuss des Plattschweifsittichs (458 Herbstsche Körperchen) deutlich besser mit Tastkörperchen versorgt als der linke (282 HK). In der Verteilung und in der topographischen Anordnung bestehen aber keine Unterschiede zwischen rechtem und linkem Fuss (Abb. 3 c, d).

Im Lauf liegen die Tastkörperchen vor allem auf der Dor-

salseite.

Durchschnittlich werden 22 Innenkolbenkerne an der Seite des Innenkolbens gezählt. Der Aussenkolben ist meistens kernlos. Die Tastkörperchen werden nicht in einer bevorzugten Orientierung zur Oberfläche und Zehenlängsachse gefunden. Sie liegen durchschnittlich $170\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $52\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 6. 3. *Caprimulgus europaeus*, *Caprimulgi*

Die einheimische Nachtschwalbe bewohnt lichte Wälder, Waldränder, Kahlschläge und Heiden. Tagsüber sitzt sie oft auf dem Boden. Auf den Bäumen sitzen die *Caprimulgi* längs zur Astringung. Auf dem Boden bewegt sich die Nachtschwalbe unbeholfen trippelnd fort.

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Tastkörperchen sind in allen Zehen zahlreich. Sie fehlen sowohl in den Vorderzehen als auch in der Hinterzehe auf der Unterseite und an der Zehenspitze, in der II.

auch noch auf der Oberseite. Man findet sie dorsal und auf den Seiten. Die meisten Rezeptoren liegen in der I. Zehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und schliesslich in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Sie sind in allen Zehen sehr dicht über die ganze Länge verteilt (Abb. 4 m).

2-kolbige Modifikationen sind häufig zu beobachten. Die Herbstschen Körperchen sind in den Zehen zufällig orientiert. Sie liegen durchschnittlich $140\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt $56\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 6. 4. *Turdus merula*, *Passeres*

Die Amsel kommt in allen Gehölzen, Parkanlagen, Obstpflanzungen, Gärten, Büschen, an Häusern und auf Bäumen vor. Sie bewegt sich als ursprünglich Unterholz bewohnender Waldvogel laufend und hohe, federnde Sätze hüpfend fort. Oft scharrt sie am Boden auf der Suche nach Futter (Daanje 1951, Kunkel 1962, Palmgren 1937, Rüggeberg 1960,

Stork 1968).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen kommen in allen Zehen vor, und zwar immer auf beiden Seiten. Sie fehlen in allen untersuchten Füßen auf der Unterseite, in der IV. Zehe auch auf der Oberseite. Im ganzen linken Fuss fehlen die Tastkörperchen sowohl auf der Ober- als auch auf der Unterseite. Die meisten Rezeptoren liegen in der Hinterzehe auf der Innen- und Aussenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Die wenigen Rezeptoren sind auf die ganze Zehenlänge verteilt. Zwischen rechtem und linkem Fuss bestehen nur Unterschiede in der absoluten Anzahl Herbstscher Körperchen, nicht aber in der Verteilung und topographischen Anordnung (Abb. 3 e, f, 4 n). Im distalen Lauf liegen die Tastkörperchen auf der Dorsal- und Innenseite.

Die meisten Rezeptoren sind parallel zur Oberfläche und Zehenlängsachse orientiert. Sie liegen durchschnittlich $220\text{ }\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Ihr Durchmesser beträgt im Schnitt $42\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 6. 5. *Pica pica*, Passeres

Die Elster bewohnt Kulturland, offenes Gelände, Bäume, Büsche und Gehölz. Sie bewegt sich hüpfend und laufend fort. Es wird oft beobachtet, dass die Corvidae beim Fressen die Nahrung mit dem Fuss festklemmen (Rüggeberg 1960, Strauss 1939).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Tastkörperchen kommen in allen Zehen vor, und zwar an den Seiten, in den Zehen II und III auch auf der Oberseite. Sie fehlen im ganzen Fuss auf der Unterseite, in der I. und IV. Zehe auch auf der Oberseite. Die meisten Rezeptoren liegen in der Hinterzehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV.

und schliesslich in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Sie sind über die ganze Zehenlänge verteilt, in der II. distal, in der III. proximal häufiger und dichter verteilt zu finden (Abb. 4 o).

Die Längsachsen der Tastkörperchen orientieren sich im allgemeinen parallel zur Zehenlängsachse. Sie liegen durchschnittlich $240\text{ }\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Ihr Durchmesser beträgt im Schnitt $41\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5).

Vergleich (Tab. 4)

Die Lauf-Sitzfüsse sind gekennzeichnet durch ein relativ dichtes Vorkommen von Herbstschen Körperchen in allen Zehen über die ganze Länge, ausser bei *Turdus merula*. Das Verhältnis von durchschnittlicher Dichte der Herbstschen Körperchen in den proximalen Phalangen zur durchschnittlichen Dichte in den distalen der Zehen II, III und IV beträgt nach Blechschmidt 1.3, nach Rüggeberg berechnet 1.0. Die durchschnittliche Anzahl Tastkörperchen pro mm Gesamtzehenlänge liegt zwischen 0.6 (*Turdus merula*) und 3.3 (*Caprimulgus europaeus*).

Auf den Zehenoberseiten liegen bei *Columba* und *Platycercus* etwa gleich viele Tastkörperchen wie auf den Unterseiten. Die übrigen Lauf-Sitzfüsse besitzen keine Rezeptoren auf den Zehenunterseiten.

In den anisodactylen Lauf-Sitzfüssen liegen die meisten Tastkörperchen in der Hinterzehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. In den zygodactylen Lauf-Sitzfüssen hingegen kommen die meisten Rezeptoren in der I. Zehe auf der Innenseite oder der Seite zur IV., in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur II. und in der IV. auf der Seite zur I. Zehe hin vor.

3. 7. Klammer-Sitzfuss

Der Klammer-Sitzfuss ist anisodactyl. Er ist gekennzeichnet durch ungefähr gleich lange I. und III. Zehen, eine grosse Fussspanne (Summe der Länge von I. und III. Zehe, Leisler 1975, 1977, Rüggeberg 1960), spitze, gekrümmte Krallen, spitze Papillen auf den Ballen der Zehenunterseiten und verlängerte distale Phalangen ($g:e < 3$, Abb. 7).

3. 7. 1. *Acrocephalus palustris*, Passeres

Der Sumpfrohrsänger bewohnt feuchtes Gebüsch, Unkrautwildnisse und gebüschreiche Grabenränder. Er klammert sich an Zweigen und Schilfhalm fest. Als spezieller Klammerer besitzt er die längsten Beine unter den Sylviidae (Leisler 1977, Rüggeberg 1960). Der Sumpfrohrsänger hat eine relativ kleinere Fussspanne als die übrigen Rohrsänger (Leisler 1972, 1975). Die Länge der Fussspanne ist positiv korreliert mit der Dicke der Aeste und Halme, die beim Sitzen umklammert werden.

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Tastkörperchen kommen in allen Zehen vor, auf beiden Seiten und der Oberseite. Sie fehlen in allen Zehen auf der Unterseite. Die meisten Körperchen liegen in der Hinterzehe auf der Aussenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Sie sind über die ganze Zehenlänge verteilt, in der I. und III. Zehe etwas dichter beisammen als in der II. und IV. Zehe (Abb. 4 p).

Im Lauf sind sie zahlreicher als in den Zehen. Sie liegen hauptsächlich auf der Dorsal- und Innenseite.

Die Aussenkolbenkerne sind meistens um den Innenkolben gruppiert, so dass der äussere Aussenkolbenbereich kernlos erscheint. Die meisten Tastkörperchen orientieren sich parallel zur Zehenoberfläche. Sie liegen durchschnittlich $120\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $42\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 7. 2. *Padda oryzivora*, Passeres

Der Reisfink bewohnt Grasland und lichte Trockenwälder (Ziswiler 1976). Die lange Hinterzehe gegenüber der nur wenig längeren III. Vorderzehe weist den Fuss des Reisfinken, ähnlich dem des Sumpfrohrsängers, als Klammerfuss aus. Der Reisfink ist ein baumlebender Vogel, der sich hüpfend im Geäst bewegt (Kunkel 1962) und sich an Reishalmen und Büschen mit seinen Füßen gut festklammern kann.

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen kommen in allen Zehen vor, auf beiden Seiten und oben. Sie fehlen im ganzen Fuss auf der Unterseite. Die meisten Tastkörperchen liegen in der Hinterzehe auf der Innenseite, in der II. auf der Oberseite und auf der Seite zur III., in der III. je auf beiden Seiten und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Sie verteilen sich über die ganze Zehenlänge (Abb. 2 g). Im distalen Lauf liegen die Tastkörperchen dorsal und auf beiden Seiten.

Sie liegen mit ihrer Längsachse parallel zur Oberfläche, durchschnittlich $110\text{ }\mu\text{m}$ darunter. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $45\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5). Die Kapsel besteht aus 2 bis 3 Zellschichten.

Vergleich (Tab. 4)

Das Verteilungsmuster der Herbstschen Körperchen in den Klammer-Sitzfüßen ist gekennzeichnet durch eine höhere Anzahl Tastkörperchen pro mm Zehenlänge in der I. und III. Zehe als in der II. und IV. Zehe. Das Verhältnis von durchschnittlicher Dichte der Herbstschen Körperchen in den proximalen Phalangen zur durchschnittlichen Dichte in den distalen der Zehen II, III und IV beträgt nach Blechschmidt 1.8, nach Rüggeberg berechnet 1.0. Die durchschnittliche Anzahl Herbstscher Körperchen pro mm Gesamtzehenlänge liegt zwischen 1.0 und 1.2. In den untersuchten

Klammer-Sitzfüssen fehlen die Tastkörperchen auf den Zehenunterseiten. In der seitlichen Verteilung kommen die meisten in der Hinterzehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin vor. Sie liegen hauptsächlich parallel zur Zehenoberfläche und Zehenlängsachse orientiert. Modifikationen, wie 2- und mehrkolbige Körperchen, sind sehr selten.

3. 8. Klammerfuss

Der Klammerfuss ist anisodactyl (Kolibri) oder pamprodactyl (Mauersegler). Seine Zehen sind meistens klein und sehr fein gebaut. Die Krallen sind spitz und gekrümmt. Die 6-seitigen kleinen Schilder der Zehenunterseiten sind zu spitzen Papillen umgewandelt. Die Endphalangen sind verlängert ($g:e < 3$, Abb. 7).

3. 8. 1. Colibri coruscans, Macrochires

Der Veilchenohrkolibri bewohnt Gebiete, die mit Bäumen bestanden sind. Er ist ein Baumbewohner. Bei den Trochilidae bilden die Vorderzehen mit dem Tarsometatarsus Rollengelenke. Deshalb können die II. und IV. Zehe von der III. abgespreizt werden.

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Sowohl im rechten als auch im linken Fuss treten die Herbstschen Körperchen nur in der III. Zehe auf, wo sie aber in der Sohle fehlen. Die meisten kommen auf der Oberseite und auf der Seite zur IV. Zehe hin vor. Sie liegen alle im proximalen Abschnitt (Abb. 3 g, h).

Die Aussenkolbenkerne liegen alle rund um den Innenkolben. Modifikationen treten keine auf. Die Herbstschen Körperchen liegen durchschnittlich $70\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $34\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 8. 2. *Apus apus*, *Macrochires*

Der Mauersegler hält sich fast ständig in der Luft über offenem Gelände auf. Er nistet in Höhlen und Spalten. Die Hinterextremität dient ihm nur zum Sitzen und Anklammern (Nel 1940). Nur als adulte Tiere weisen sie die pamprodactyle Zehenstellung auf, der Fuss der Nestjungen ist zygodactyl (Ingram 1955). Die III. Zehe bildet mit dem Tarsometatarsus ein Rollengelenk. Sie kann deshalb stark abgespreizt werden (Steinbacher 1935).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen kommen in allen Zehen vor, fehlen aber auf der Ober- und Unterseite. Sie liegen in der I. Zehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. liegen die meisten auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Sie versorgen in der I. Zehe den mittleren, in den Zehen II, III und IV den proximalen Abschnitt. Da die I. Zehe am distalen Laufende ansetzt und deshalb gegenüber den übrigen Zehen leicht zurücksteht, sind die Herbstschen Körperchen im pamprodactylen Fuss des Mauerseglers alle auf gleicher Höhe verteilt (Abb. 2 1).

Im distalen Lauf liegen sie dorsal und seitlich.

Die Tastkörperchen liegen hauptsächlich parallel zur Oberfläche, durchschnittlich $120\text{ }\mu\text{m}$ darunter. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $49\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5). Der Aussenkolben erscheint praktisch kernlos. Sehr viele 2-kolbige Tastkörperchen werden gezählt.

Vergleich (Tab. 4)

Die Herbstschen Körperchen liegen in den Klammerfüßen des Veilchenohrkolibris und des Mauerseglers nur in den proximalen Zehenabschnitten. Beim Mauersegler enthalten alle Zehen Rezeptoren, beim Kolibri nur die III. Zehe. Das Verhältnis von durchschnittlicher Dichte der Herbstschen Kör-

perchen in den proximalen Phalangen zur durchschnittlichen Dichte in den distalen ist bei beiden Klammerfüßen größer als 4. In der seitlichen Verteilung liegen die meisten Tastkörperchen des pamprodactylen Fusses in der I. Zehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Die durchschnittliche Anzahl Herbstscher Körperchen pro mm Gesamtzehenlänge beträgt 1.2. Die Tastkörperchen sind parallel zur Zehenoberfläche und Zehenlängsachse orientiert. 2-kolbige Körperchen werden nur bei *Apus apus* häufig gezählt.

3. 9. Kletterfuss

Der typische Kletterfuss ist anisodactyl (*Sitta europaea*) oder zygodactyl (*Picidae*). Er ist gekennzeichnet durch kräftige Vorderzehen und spitze, stark gekrümmte Krallen. kurze Symphalangie der Vorderzehen, seitlich abspreizbare IV. Zehe (ectropodactyl), spitze Papillen auf den Ballen der Zehenunterseiten (Bock & Miller 1959, Rüger 1972, Scharnke 1930, Spring 1965) und verlängerte distale Phalangen ($g:e < 3$, Abb. 7). Die Oberseiten der Zehen sind mit Quertafeln bedeckt.

3. 9. 1. *Buccanodon leucotis*, Pici

Buccanodon leucotis lebt meistens versteckt im Laub der Bäume, wo er sich kletternd und von Ast zu Ast hüpfend fortbewegt. Die Bartvögel besitzen eher kurze Beine, d. h. verkürzte Tibiotarsi, und lange, kräftige Zehen (Richardson 1942, Spring 1965).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: In allen Zehen befinden sich die Rezeptoren oben und auf den beiden Seiten. Sie fehlen auf der Unterseite. Die meisten Tastkörperchen liegen in der I. Zehe auf der Seite zur IV., in der II. oben und auf der Seite zur III., in der III. auf der Aussenseite und der Seite zur II. und in

der IV. Zehe auf der Aussenseite. Man findet sie hauptsächlich im mittleren bis distalen Zehenbereich. Ganz an den Zehenspitzen scheinen sie zu fehlen. Die Vorderzehen sind besser mit Rezeptoren versorgt als die Hinterzehen. Die Aussenkolbenkerne liegen direkt unterhalb der Kapsel. Die meisten Tastkörperchen orientieren sich parallel zur Zehenoberfläche. Modifikationen, wie verzweigte Innenkolben, sind sehr häufig. Die Herbstschen Körperchen liegen durchschnittlich $180\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt $46\mu\text{m}$ (Tab. 5, Abb. 4 q).

3. 9. 2. *Dendrocopus minor*, Pici

Der Kleinspecht bewohnt, wie der Wendehals, Laub- und Mischwälder, Parks, Obstpflanzungen und grössere Gärten. Die Picinae haben alle als Anpassung ans Klettern sehr kurze Beine. Kleinspechte klettern an Bäumen, sie können aber wie die Singvögel auch quer auf Ästen sitzen und wie Kleiber kopfunter an Zweigen und Stämmen laufen oder von Ast zu Ast hüpfen (Blume 1970). Beim Kleinspecht sind die Krallen lang und gekrümmt, die basalen Phalangen und die Zwischenhaut zwischen den Vorderzehen sind verkürzt, so dass die Zehen besser abgespreizt werden können. Die IV. Zehe ist lateral stark beweglich. Als Stütze setzen sie beim Klettern ihren Schwanz ein (Winkler-Bock-Modell der Kräfteverhältnisse mit Stützschwanz, Winkler & Bock 1976).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Tastkörperchen kommen in allen Zehen vor, und zwar seitlich. Auf der Unterseite fehlen sie in allen, ausser der IV. Zehe. In der I. Zehe fehlen sie zusätzlich noch auf der Oberseite. Das einzige gefundene Tastkörperchen sitzt in der I. Zehe auf der Innenseite, in der II. liegen die meisten oben und auf der Innenseite, in der III. auf der Aussenseite und auf der Seite zur II. und schliesslich in der IV. Zehe auf der Aussenseite. In der III. und IV. Zehe sind sie mit grossen Abständen über die ganze Länge ver-

teilt, in der III. und IV. Zehe ist auch die Rezeptorendichte distal grösser als proximal. In der II. liegen sie hauptsächlich distal. Das einzige gefundene Tastkörperchen der I. Zehe sitzt etwa in der Mitte (Abb. 2 h).

Die Aussenkolbenkerne liegen direkt unterhalb der Kapsel. Die meisten Tastkörperchen orientieren sich parallel zur Zehenoberfläche. Modifikationen, wie verzweigte Innenkolben, sind sehr häufig. Sie sitzen durchschnittlich $90\text{ }\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt $36\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5).

3. 9. 3. *Sitta europaea*, Passeres

Der Kleiber bewohnt Wälder, Laub- und Mischwälder, Parkanlagen und Gärten mit alten Bäumen. Er klettert an Baumstämmen aufwärts und abwärts, mit dem Kopf nach unten (Law 1929). Der Schwanz wird beim Klettern, im Unterschied zu den Spechten, nicht eingesetzt. Der Kleiber hat deshalb an seinen Füßen Kräfte zu widerstehen, die dem doppelten des eigenen Gewichtes entsprechen (Winkler & Bock 1976).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Tastkörperchen kommen in allen Zehen vor, und zwar seitlich und dorsal. Sie fehlen in allen Zehen auf der Unterseite, in der Hinterzehe auch auf der Oberseite. Die meisten Tastkörperchen liegen in der Hinterzehe auf der Innenseite, in der II. auf der Innenseite und der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Oberseite und der Seite zur III. Zehe hin. Sie sind mit relativ grossen Abständen über die ganze Zehenlänge verteilt, vor allem in der I. und IV. Zehe. In der II. findet man sie hauptsächlich in der Mitte und distal und in der IV. Zehe im distalen Bereich (Abb. 4 r).

Im distalen Lauf verteilen sich die wenigen Tastkörperchen auf die Dorsal- und Innenseite.

Die Längsachsen der Tastkörperchen orientieren sich parallel zur Zehenlängsachse. Sie liegen durchschnittlich

130/ μ m unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt 44/ μ m (Tab. 5). Der Aussenkolben ist praktisch kernlos. Modifikationen, wie 2- und mehr-kolbige Körperchen, sind sehr selten.

Vergleich (Tab. 4)

Die Herbstschen Körperchen der Kletterfüsse liegen vor allem im mittleren bis distalen Zehenbereich. Ganz an den Zehenspitzen fehlen sie. Das Verhältnis von durchschnittlicher Dichte der Herbstschen Körperchen in den proximalen Phalangen zur durchschnittlichen Dichte in den distalen der Zehen II, III und IV beträgt nach Blechschmidt 1.8, nach Rüggeberg berechnet 0.7.

Im anisodactylen Kletterfuss liegen die meisten Herbstschen Körperchen in der Hinterzehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin.

Im zygodactylen Kletterfuss hingegen kommen die meisten Rezeptoren in der I. Zehe auf der Innenseite oder der Seite zur IV., in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur II. und in der IV. auf der Seite zur I. Zehe hin vor.

In der dorso-ventralen Verteilung kommen die Tastkörperchen hauptsächlich auf den Dorsalseiten und den beiden Seiten der Zehen vor. Durchschnittlich werden 0.7 (*Sitta europaea*) bis 1.4 Herbstsche Körperchen (*Buccanodon leucotis*) in 1 mm Gesamtzehlenlänge gezählt. Die Tastkörperchen orientieren sich in den Kletterfüssen hauptsächlich parallel zur Zehenoberfläche und Zehenlängsachse. Modifikationen sind beim Bartvogel und Kleinspecht sehr häufig.

3. 10. Klammer-Kletterfuss

Der Klammer-Kletterfuss des Blaunackenmausvogels ist zygo-pamprodactyl und besitzt sowohl die typischen Merkmale des Klammer- als auch Kletterfusses: Die Papillen der Zehenunterseiten sind spitz, die Krallen sind spitz und gekrümmt. Die II. und III. Zehe sind gleich stark ausgebildet wie die I. und IV., die Wendezehe ist. Der Tarso-metatarsus ist kurz. Die Endphalangen sind gegenüber den Grundphalangen wenig verlängert (g:e 2.4, Abb. 7).

3. 10. 1. *Colius macrourus*, Colii

Der Blaunackenmausvogel bewohnt trockene Buschsteppen (Ziswiler 1976). Beim Klettern werden die I. und IV. Zehe seitlich gewendet und abgespreizt, so dass die zygodactyle Stellung beinahe erreicht ist (Steinbacher 1935). Bock & Miller (1959) bezeichnen den Mausvogelfuss als pamprodactylen Kletterfuss. Beim Schlafen sollen die Mausvögel an den Aesten dicht aneinandergedrängt mit dem Kopf nach unten hängen (Brehm 1911, Dorst 1971).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen sind in allen Zehen recht zahlreich, und zwar rund um die Längsachse. Die meisten Tastkörperchen liegen in der I. Zehe auf der Seite zur II., in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und schliesslich in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Sie sind in allen Zehen über die ganze Länge dicht verteilt. In der II. und IV. sind die Tastkörperchen distal häufiger und dichter verteilt als proximal, in der III. Zehe proximal häufiger als distal. In der I. Zehe liegen sie vor allem im proximalen und mittleren Abschnitt. Auch im Lauf sind die Tastkörperchen sowohl auf der Ober- und Unterseite als auch auf der Innen- und Aussenseite vorkommend. In der dorsalen Laufhälfte sind sie häufiger und dichter vertreten als auf der ventralen (Abb. 21).

Die meisten Tastkörperchen liegen parallel zur Zehenlängsachse und Oberfläche, durchschnittlich $150\text{ }\mu\text{m}$ darunter. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $60\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5).

Vergleich (Tab. 4)

Der Klammer-Kletterfuss des Blaunackenmausvogels besitzt in der II. und IV. Zehe die meisten Tastkörperchen im mittleren bis distalen Bereich, in der I. und III. Zehe hingegen im proximalen bis mittleren Phalangenbereich. In allen Zehen werden oben und unten in der Mitte etwa gleich viele Körperchen gezählt. Das Verhältnis von durchschnittlicher Dichte der Herbstschen Körperchen in den proximalen Phalangen zur durchschnittlichen Dichte in den distalen der Zehen II, III und IV beträgt nach Blechschmidt 1.0, nach Rüggeberg berechnet 0.8.

In der seitlichen Verteilung liegen die meisten Tastkörperchen in der I. Zehe auf der Seite zur II., in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe hin.

Auf 1 mm Gesamtzehenlänge entfallen durchschnittlich 4.6 Herbstsche Körperchen.

3. 11. Greiffuss

Der Greiffuss ist anisodactyl oder aniso-zygodactyl, mit der IV. Zehe als Wendezehe. Er ist gekennzeichnet durch kräftige, lange Zehen und hoch entwickelte scharfe Krallen. Die Ballen der Zehenunterseiten tragen spitze Papillen. Nur die distalen Phalangen aller Zehen tragen auf der Oberseite 3 bis 4 grosse Gürteltafeln, die mittleren und proximalen sind beschildert und häufig proximal auch befiedert. Die Endphalangen sind gegenüber den Grundphalangen verlängert ($g:e < 3$, Abb. 7).

3. 11. 1. *Pernis apivorus*, Falcones

Der Wespenbussard lebt in den Laub- und Nadelwäldern der Ebene und Mittelgebirge. Dieser baumlebende Vogel wird oft beobachtet, wie er auf dem Boden Wespenester ausscharrt. Er ist ein Griffstöter. Die Beute wird mit den Fängen ergriffen, mit den scharfen Krallen erdolcht und dann in den Fängen weggetragen (Brown 1979, Ziswiler 1976). In der Familie der Accipitridae ist deshalb der *Tibialis anterior* (der Flexor des Tarsometatarsus), der Flexor digitorum longus und Flexor hallucis longus gut entwickelt (Goslow 1972).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Die Herbstschen Körperchen sind in allen Zehen auf beiden Seiten und auf der Dorsal- und Ventralseite vertreten. Die meisten Rezeptoren enthalten die I. und II. Zehe auf der Innenseite, die III. auf beiden Seiten, d. h. auf der Seite zur II. und IV. hin, die IV. auf der Seite zur III. Zehe hin. Die Tastkörperchen sind über die ganzen Zehenlängen fast ohne Zwischenräume sehr dicht verteilt, distal aber dichter als proximal (Abb. 4 s).

Der Aussenkolben ist kernlos. Modifikationen, wie 2-kolbige Tastkörperchen, sind sehr häufig. Die Orientierung der Herbstschen Körperchen ist zufällig. Sie liegen durchschnittlich $390\text{ }\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $92\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5, Abb. 8 c).

3. 11. 2. *Falco tinnunculus*, Falcones

Der Turmfalke bewohnt offenes Gelände und brütet an Waldrändern und Feldgehölzen (Mebs 1968). Er ergreift wie Mäuse- und Wespenbussard die Beute mit den Fängen und erdolcht sie mit seinen scharfen, spitzen Krallen (Berlin 1963, Brown 1979). Der Turmfalke benützt die Fänge nicht nur zum Schlagen der Beute, er trägt sie auch in den Fängen weg (Ziswiler 1976). Der Flexor hallucis longus ist sehr stark entwickelt (Goslow 1972).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Tastkörperchen sind in allen Zehen und auf beiden Seiten, oben und unten zahlreich vertreten. Die meisten Rezeptoren liegen in der I. Zehe unten und auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Aussenseite und auf der Seite zur III. Zehe hin. Die Rezeptoren liegen über die ganzen Zehenlängen dicht beieinander. In der II. und III. sind sie distal häufiger und dichter verteilt als proximal, in der I. und IV. Zehe hingegen proximal häufiger als distal. Der Aussenkolben ist kernlos. Modifikationen, wie 2-kolbige Tastkörperchen, sind sehr häufig. Die Orientierung der Herbstschen Körperchen ist zufällig. Sie liegen durchschnittlich $210\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $50\mu\text{m}$ (Tab. 5, Abb. 4 t).

3. 11. 3. *Asio otus*, *Striges*

Die Waldohreule bewohnt Wälder, besonders Nadelwälder, auch offenes Gelände mit einzelnen Bäumen, Heide, Sümpfe und Dünen. Die Beute wird wie bei den Falcones mit den Fängen ergriffen und mit den scharfen, spitzen Krallen erdolcht. Aber im Unterschied zu den Falcones wird sie dann im Schnabel weggetragen (Goslow 1972). Der *Flexor digitorum longus* ist sehr stark entwickelt (Goslow 1972). Steinbacher (1935) beschreibt Wendezehen ihrem Bau nach als stark abspreizbare Vorderzehen. Die typischen Merkmale der Wendezehe (Zylindergelenk zwischen IV. Zehe und Lauf) sind bereits am 12. Embryonaltag nachweisbar (Müller 1907).

Verteilungsmuster und Merkmale der Herbstschen Körperchen: Tastkörperchen sind in allen Zehen und rund um die Längsachse überaus zahlreich. Die Häufigkeitsunterschiede oben, unten und seitlich sind sehr klein. Die meisten Tastkörperchen sitzen in der I. Zehe auf der Innen- und Aussenseite und Sohle, in der II. auf der Seite zur III. und unten, in der III. je seitlich und schliesslich in der IV.

Zehe ebenfalls je seitlich. Ueber die ganzen Zehenlängen bis zu den Zehenspitzen verteilt, sind sie distal häufiger und dichter beieinander als proximal. Die IV., die Wendezehe, enthält die meisten Tastkörperchen. Die I. und IV., in Greif- und Fangposition die Hinterzehen, haben eine grössere Rezeptorendichte als die II. und III. Zehe. Vergleicht man die Verteilung auf der Oberseite und Unterseite jeder Zehe miteinander, so fällt auf, dass die oberen Rezeptoren zu den unteren auf Lücke stehen, d. h. einem Dichtemaximum auf der Oberseite entspricht ein Dichteminimum auf der Unterseite, und umgekehrt (Abb. 2 k). Die Herbstschen Körperchen orientieren sich nicht in einer Vorzugsrichtung zur Oberfläche oder Zehenlängsachse. Sie liegen durchschnittlich $200\text{ }\mu\text{m}$ unter der Oberfläche. Der Durchmesser beträgt im Schnitt $63\text{ }\mu\text{m}$ (Tab. 5).

Vergleich (Tab. 4)

Die Greiffüsse von Wespenbussard, Turmfalke und Waldohr-eule weisen im proximal-distalen Verteilungsmuster der Herbstschen Körperchen deutliche Uebereinstimmungen auf. Sie enthalten viele Tastkörperchen, die in allen Zehen distal häufiger sind und dichter beisammen liegen als proximal. Die Häufigkeitsunterschiede im Vorkommen oben und auf beiden Seiten sind relativ gering. Vor allem in der I. und II. Zehe sind sie unten zahlreicher vertreten als oben. Das Verhältnis von durchschnittlicher Dichte der Herbstschen Körperchen in den proximalen Phalangen zur durchschnittlichen Dichte in den distalen der Zehen II, III und IV beträgt nach Blechschmidt 0.8, nach Rüggeberg berechnet 0.6. In der seitlichen Verteilung sind die Unterschiede zwischen dem Vorkommen der Tastkörperchen auf der linken und rechten Zehenseite sehr gering.

Die Orientierung der Rezeptoren ist in den untersuchten Greiffüssen zufällig. Modifikationen sind in allen häufig. Die durchschnittlichen Anzahlen Herbstscher Körperchen

auf 1 mm Gesamtzehenlänge sind nicht einheitlich. Sie liegen im Bereich zwischen 2.4 (*Falco tinnunculus*) und 5.3 (*Asio otus*).

3. 12. Qualitative Merkmale der Herbstschen Körperchen

Die längs-ovalen Herbstschen Körperchen aller untersuchten Species bestehen aus 3 Teilen, nämlich dem Innenkolben, dem Aussenkolben und der Kapsel. Der Innenkolben besteht aus 2 Reihen von spezialisierten sensorischen Zellen, deren Cytoplasmafortsätze sich zwiebelschalenartig und symmetrisch rund um die zentrale Nervenendigung wickeln. Vor dem Eintritt in den Innenkolben verliert der Nerv seine Myelinscheide. Der Aussenkolben schliesst aussen an den Innenkolben an und ist durch ein loses Lamellarsystem von flachen Zellen und extrazellulären Kollagenfasern aufgebaut. Die Kapsel bildet den Abschluss ans umliegende Bindegewebe. Sie besteht aus 2 bis mehreren Schichten von abgeflachten, lamellär aufgeschichteten Zellen (Abb. 1, 8, Bolze 1968, Cobb & Bennett 1970, Chouchkov 1978, Halata 1971, Malinovsky 1967, Malinovsky & Zemanek 1970, Munger 1966, Nafstad & Andersen 1970, Quilliam 1963, 1966, Quilliam & Armstrong 1963, Saxod 1978, Stammer 1961). Die Herbstschen Körperchen liegen immer im Corium der Zehen und des Laufes, ca. 10 μ m bis 400 μ m unter der Oberfläche. Man findet sie einzeln oder in Gruppen bis zu 10 Tastkörperchen (sogenannte Tastfelder).

2- oder mehr-kolbige Tastkörperchen sind im Schwimmfuss von *Phalacrocorax carbo*, im Sitzfuss von *Melopsittacus undulatus*, *Psittacula krameri*, *Lonchura striata*, im Lauf-Sitzfuss von *Caprimulgus europaeus*, im Klammerfuss von *Apus apus*, im Kletterfuss von *Buccanodon leucotis*, *Dendrocopus minor*, im Greiffuss von *Pernis apivorus*, *Falco tinnunculus* und *Asio otus* sehr häufig.

3. 13. Quantitative Merkmale der Herbstschen Körperchen

Der Durchmesser der Herbstschen Körperchen variiert stark, von 34μ bei *Colibri coruscans* bis 90μ bei *Spheniscus humboldti* und 92μ bei *Pernis apivorus*, bedingt durch die Variation der Aussenkolbenbreite von 10μ bei *Colibri coruscans* bis 35μ bei *Spheniscus humboldti* und 36μ bei *Pernis apivorus*; denn der Innenkolbendurchmesser misst bei allen untersuchten Vögeln durchschnittlich 9μ bis 12μ . Die Kapselbreite beträgt ebenfalls bei allen Arten zwischen 2.8μ und 3.8μ (Tab. 5).

Vergleicht man die durchschnittliche Zehenhöhe mit dem durchschnittlichen Durchmesser der Herbstschen Körperchen aller untersuchten Arten (Abb. 5), so ergibt sich eine positive Korrelation zwischen Zehenhöhe und Durchmesser. Setzt man voraus, dass die Zehenhöhe proportional zur Vogelgrösse zunimmt, so folgt, dass Vogelgrösse und Durchmesser von Herbstschen Körperchen proportional sind. Der Abstand der Herbstschen Körperchen von der Zehenoberfläche ist ebenfalls nicht einheitlich. Bei *Rhynchotus rufescens*, *Spheniscus humboldti*, *Phalacrocorax carbo*, *Fulica atra*, *Pernis apivorus*, *Falco tinnunculus*, *Gallus domesticus*, *Columba livia*, *Pica pica* und *Nucifraga caryocatactes* beträgt er mehr, bei den übrigen untersuchten Arten weniger als 200μ .

Vergleicht man die durchschnittliche Zehenhöhe mit dem durchschnittlichen Abstand der Herbstschen Körperchen von der Oberfläche (Abb. 6), so ergibt sich ebenfalls eine positive Korrelation zwischen Zehenhöhe und Abstand der Tastkörperchen von der Oberfläche. Je grösser ein Vogel ist, desto tiefer liegen seine Rezeptoren unter der Oberfläche und desto grösser ist der Durchmesser seiner Tastkörperchen.

Die totale Anzahl der Herbstschen Körperchen im ganzen Fuss ist bei den verschiedenen Funktionstypen unterschiedlich gross. Ueber 100 Tastkörperchen im ganzen Fuss (ohne

Lauf) besitzen *Phalacrocorax carbo* (Schwimmfuss), *Gallus domesticus* (Lauf-Rennfuss), *Pernis apivorus*, *Falco tinnunculus*, *Asio otus* (Greiffuss), *Columba livia*, *Caprimulgus europaeus* (Lauf-Sitzfuss), *Agapornis roseicollis*, *Melopsittacus undulatus*, *Psittacula krameri* (Sitzfuss), *Colius macrourus* (Klammer-Kletterfuss). Alle übrigen untersuchten Arten besitzen weniger als 100 Tastkörperchen pro Fuss. Die durchschnittliche Dichte der Herbstschen Körperchen, d. h. die Anzahl bezogen auf 1 mm Zehenlänge, ist ebenfalls innerhalb der Funktionstypen verschieden. *Rhynchotus rufescens* (Lauf-Rennfuss), *Anas platyrhynchos*, *Spheniscus humboldti*, *Phalacrocorax carbo* (Schwimmfuss), *Fulica atra*, *Larus ridibundus* (Schwimm-Lauffuss), *Dendrocopus minor*, *Sitta europaea* (Kletterfuss), *Turdus merula*, *Pica pica* (Lauf-Sitzfuss), *Acrocephalus palustris* (Klammer-Sitzfuss) und *Coccothraustes coccothraustes*, *Nucifraga caryocatactes* (Sitzfuss) besitzen weniger, alle übrigen untersuchten Species mehr als 1 Tastkörperchen pro mm Zehenlänge.

4. DISKUSSION

4. 1. Die adaptive Bedeutung morphologischer Strukturen

4. 1. 1. Fussbeschilderung

Ein bestimmter Funktionstyp von Vogelfuss ist nicht in allen Fällen durch eine einheitliche Beschilderung der Zehenoberseiten charakterisiert. So sind z. B. die Zehenoberseiten der Sitzfüsse von *Agapornis roseicollis*, *Melopsittacus undulatus* und *Psittacula krameri* mit kleinen 6-seitigen Schildern bedeckt, diejenigen von *Jynx torquilla*, *Coccothraustes coccothraustes*, *Lonchura striata* und *Nucifraga caryocatactes* aber mit Quertafeln belegt.

Die Greiffüsse hingegen zeigen eine deutliche Uebereinstimmung in der Bekleidung der Zehenoberseiten. Die distalen Phalangen sind mit 3 bis 4 Gürteltafeln belegt, die mittleren mit 6-seitigen Schildern und die proximalen Phalangen sind meistens befiedert.

Die Zehenoberseitenbeschilderung ist somit zwar oft funktionell adaptiert, andererseits sind auch gruppentypische Besonderheiten möglich. Dies steht im Einklang mit den Arbeiten von Blaszyk (1935 I, II), Bock & Miller (1959), Clark (1972, 1973), Reichenow (1871), von Boetticher (1930).

Die Bekleidung der Zehenunterseiten hingegen ist uniform mit einem bestimmten Funktionstyp korreliert. Alle bodenlebenden Vögel, Arten mit Lauf-Renn-, Lauf-Schreit- und Schwimm-Lauffüssen, besitzen auf den abgeflachten Ballen der Zehenunterseiten flache Papillen. Spitze Papillen wären für diese Vögel mit schreitender oder rennender Fortbewegungsweise wohl hinderlich. Die baumlebenden Arten mit Sitz-, Klammer-Sitz-, Klammer-, Kletter- und Greiffüssen hingegen besitzen stets spitze Papillen auf den Fusssohlenballen, die durch ihre Oberflächenvergrößerung und hakenartige Beschaffenheit festen Halt an der Baumunterlage z. B. beim Klettern und Sitzen bieten (Blaszyk

1935 II, Bock & Miller 1959, Clark 1972, Graefe 1963, Leisler 1975, Lennerstedt 1972, Reichenow 1871).

4. 1. 2. Der Bewegungsapparat

Phalangenverhältnisse der Zehen, Krallenform, Zehenstärke, Zehenzahl und Grad der Symphalangie sind innerhalb eines Funktionstyps weitgehend einheitlich. So besitzen *Buccanodon leucotis*, *Dendrocopus minor* und *Sitta europaea* an ihren Kletterfüßen sehr kräftige Vorderzehen und starke, gekrümmte Hakenkrallen und eine eher kurze Symphalangie; *Rhynchotus rufescens* und *Gallus domesticus* mit Lauf-Rennfüßen haben gut entwickelte Vorderzehen, eine hoch am Lauf angesetzte Hinterzehe, kurze und flache Krallen und verkürzte Endphalangen (Abb. 7).

Die anatomischen Anpassungen des Kletterfusses begünstigen eine optimale Verankerung der Zehen mit der Unterlage, und diejenigen des Lauf-Rennfusses begünstigen eine rasche Fortbewegungsweise mit möglichst reduzierten Reibungsflächen und Hindernissen auf der Unterlage.

Die Zehenstellungen sind längst nicht in dem Masse exklusiv an einen bestimmten Funktionstyp gebunden, als man gemeinhin annehmen möchte. So kann *Sitta europaea* mit seinem anisodactylen Fuss ebenso effizient klettern wie *Dendrocopus minor* mit der ectropodactylen (zygodactylen) Zehenstellung, ebenso gut auf dem Ast sitzen kann *Melopsittacus undulatus* mit dem zygodactylen Fuss wie *Lonchura striata* mit dem anisodactylen Fuss. Im Zusammenhang mit lokomotorischen Funktionen scheinen somit die Proportionen der Zehen, deren Längen und Phalangenverhältnisse, die Krallenform und Zehen- und Laufbekleidung einen höheren adaptiven Wert zu besitzen als die Zehenstellung.

4. 2. Verteilungsmuster der Herbstschen Körperchen

4. 2. 1. Seitliche Verteilung der Herbstschen Körperchen

Die Verteilung im lateralen Bereich der Zehen ist eng mit dem Zehenstellungsmuster korreliert. Die meisten Rezeptoren liegen immer auf der Seite zur nächsten anliegenden Zehe, und zwar im anisodactylen Fuss in der I. Zehe auf der Innenseite, in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur IV. und in der IV. auf der Seite zur III. Zehe, im zygodactylen Fuss in der I. Zehe auf der Innenseite oder der Seite zur IV., in der II. auf der Seite zur III., in der III. auf der Seite zur II. und in der IV. auf der Seite zur I. Zehe hin (vgl. Abb. 2 a).

Diese seitlichen Rezeptoren haben höchstwahrscheinlich die Funktion, mechanische Reize zu perzipieren, die von der nächstgelegenen Zehe ausgehen. Damit ist der Vogel jederzeit über die jeweilige Lage und Stellung der Zehen zueinander informiert.

4. 2. 2. Dorso-ventrale Verteilung der Herbstschen Körperchen

Die dorso-ventrale Verteilung innerhalb der Funktionstypen ist nicht einheitlich. So besitzen *Rhynchotus rufescens* (Lauf-Rennfuss), *Pyrrhuluda leucotis*, *Anthus spinoletta* (Lauf-Schreitfuss), *Coccothraustes coccothraustes*, *Lonchura striata*, *Nucifraga caryocatactes* (Sitzfuss), *Caprimulgus europaeus*, *Turdus merula*, *Pica pica* (Lauf-Sitzfuss), *Acrocephalus palustris*, *Padda oryzivora* (Klammer-Sitzfuss) und *Colibri coruscans*, *Apus apus* (Klammerfuss) keine Tastkörperchen auf der Zehen- und Laufunterseite. Dieses Fehlen scheint einen ursprünglichen Zustand darzustellen.

Wahrscheinlich besass der ursprüngliche Vogelfuss keine Tastkörperchen auf der Unterseite, nur wenige auf der Oberseite und mehrere auf den Zehen- und Laufseiten. Erst im Verlauf der Stammesgeschichte haben einzelne Vogelgruppen

zur Verbesserung der Tastfunktion auch auf der Unterseite Herbstsche Körperchen ausgebildet. Die untersuchten Vertreter der Caprimulgi, Macrochires, Passeres und Crypturi, die keine Rezeptoren auf der Unterseite ausgebildet haben, sind in diesem Merkmal ursprünglich geblieben.

4. 2. 3. Proximal-distale Verteilung der Herbstschen Körperchen entlang der Zehen- und Lauflängsachsen (Abb. 2 bis 4)

Innerhalb des gleichen Funktionstyps sind die Tastkörperchen verschiedener Vogeltaxa nach einheitlichem Muster über die Zehenlängsachsen verteilt.

Der Lauf-Rennfuss enthält im distalen Zehenbereich die meisten Herbstschen Körperchen. Wahrscheinlich ist für die Prüfung des Weg-Substrats bei der schnellen Fortbewegungsweise vor allem der distale Bereich der Zehen wichtig, der beim Aufsetzen und Abrollen des Fusses den intensivsten Bodenkontakt hat.

Im Lauf-Schreitfuss hingegen mit seiner trippelnden Fortbewegungsweise werden die III. Zehe auf ihrer ganzen Länge, und von den Aussenzehen die distalen Enden, auf den Boden aufgesetzt.

Der Schwimmfuss enthält nur wenige Herbstsche Körperchen, die mit grossen Abständen zueinander über die ganzen Zehenlängen verteilt liegen. Drucke, die beim Rudern und Paddeln auf die Schwimmhäute auftreffen, können von den dort sitzenden Tastkörperchen perzipiert werden. Der Schwimmfuss hat vor allem Aufgaben der Lokomotion zu erfüllen und dient weniger der Prüfung des Umgebungssubstrats und dem Ertasten von Oberflächenbeschaffenheiten. Das gehäufte Auftreten von Tastkörperchen in den distalen Phalangen des Schwimm-Lauffusses steht wahrscheinlich in Zusammenhang mit einer taktilen Prüfung des Weg-Substrats bei der Fortbewegung zu Lande, wie wir dies bereits für den Lauf-Rennfuss postulierten.

Im Sitzfuss enthalten die bei der Umklammerung der Aeste am meisten mechanisch beanspruchten Zehenabschnitte, die

proximalen Phalangen der I. und III. Zehe und die distalen der II. und IV. Zehe auch die meisten Rezeptoren.

Der Lauf-Sitzfuss ist gekennzeichnet durch ein relativ dichtes Vorkommen von Herbstschen Körperchen in allen Zehen und über die ganze Länge. Diese Verteilung ermöglicht dem Vogel offenbar eine optimale taktile Kontrolle sowohl des Sitz- als auch des Weg-Substrats.

Der Klammer-Sitzfuss besitzt ein ähnliches proximal-distales Verteilungsmuster wie der Sitzfuss, nur sind die I. und III. Zehe besser mit Tastkörperchen versorgt als im Sitzfuss. Die I. und III. Zehe übernehmen denn auch die Hauptfunktion beim Umklammern: dünne Aeste oder Halme werden nämlich stets mit der I. und III. Zehe festgeklammert.

Beim Klammerfuss liegen die Tastkörperchen in den proximalen Phalangen. Beim Anklammern haben die proximalen Zehenabschnitte den intensivsten Kontakt mit der Unterlage, etwa Haus- oder Felswände, bei *Apus apus*.

Beim Kletterfuss liegen die Herbstschen Körperchen vor allem in den distalen Phalangen. Beim Klettern werden die Krallen in der Baumrinde verankert, die distalen Phalangen werden dadurch an die Rinde gepresst. Die Papillen der Zehenunterseiten wirken dabei als Widerhäkchen und verbessern den Halt. Im Kletterfuss liegen die Tastkörperchen ebenfalls in den Zonen, die mechanisch besonders stark beansprucht werden.

Im Klammer-Kletterfuss von *Colius macrourus* findet sich das proximal-distale Verteilungsmuster der Herbstschen Körperchen sowohl des Klammer- als auch Kletterfusses in Kombination. Dies ermöglicht dem Mausvogel, der sich mit unglaublichem Geschick im Geäst von dichten Büschen, darunter auch Dornbüschen, bewegt, eine maximale taktile Kontrolle.

Die Greiffüße von *Pernis apivorus*, *Falco tinnunculus* und *Asio otus* zeigen die deutlichste Übereinstimmung im pro-

ximal-distalen Verteilungsmuster. Die Tastkörperchen liegen dicht beisammen. Ihre höchste Dichte erreichen sie in den distalen Phalangen, die beim Ergreifen, Erdolchen oder Erdrosseln der Beute mit dieser in besonders engen Kontakt treten.

Aus diesen Darlegungen geht hervor, dass für die einzelnen Funktionstypen von Vogelfüssen vor allem die proximal-distale Verteilung der Tastkörperchen spezifisch adaptiert ist.

4. 3. Merkmale der Herbstschen Körperchen

Das Vorkommen von Modifikationen, wie 2- oder mehr-kolbige Tastkörperchen, kann nicht mit einem bestimmten Funktionstyp in Zusammenhang gebracht werden. Es scheint vielmehr, dass das Auftreten von Modifikationen, wie ich dies bei Vertretern der Psittaci, Falcones, Columbae, Caprimulgi und Pici feststellen konnte, eher gruppentypisch ist. Bei diesen Arten zeigen die Tastkörperchen auch keine deutlichen Richtungstendenzen zur Zehenoberfläche.

Der Durchmesser der Herbstschen Körperchen nimmt proportional zur Zehenhöhe zu (Abb. 5), bedingt durch die grössenabhängige Verbreiterung des Aussenkolbens. Der Durchmesser des Innenkolbens ist dagegen grössenunabhängig. Er misst bei allen Vögeln zwischen $9\mu\text{m}$ und $12\mu\text{m}$. Die Unterschiede im Innenkolbendurchmesser bei den einzelnen Vogelarten sind statistisch nicht signifikant. Da die Tastkörperchenlänge ebenfalls proportional zur Vogelgrösse zunimmt, liegt der Quotient aus Durchmesser zu Länge bei allen in der gleichen Grössenordnung. Die Herbstschen Körperchen in den Füßen sind ungefähr alle 3 mal so lang wie breit. Die Kapselbreite ist grössenunabhängig, die Unterschiede zwischen verschiedenen Arten sind statistisch nicht signifikant.

Vergleicht man die Quotienten aus Tastkörperchen-Durchmesser zu Zehenhöhe (Tab. 6) bei den verschiedenen Vögeln,

so fällt auf, dass die Werte umgekehrt proportional zur Vogelgrösse sind. Das bedeutet, dass kleine Arten relativ grössere Tastkörperchen besitzen als grosse, vorausgesetzt, Zehenhöhe oder Zehendurchmesser sind proportional zur Vogelgrösse.

Vergleicht man die Abstände der Tastkörperchen von der Oberfläche bei allen untersuchten Species, so fällt auf, dass der Abstand von der Oberfläche positiv korreliert ist mit der Zehenhöhe oder Grösse des Vogels.

Durchmesser und Lage der Herbstschen Körperchen unter der Oberfläche können nicht mit einem bestimmten Funktionstyp in Zusammenhang gebracht werden. Sie sind nur mit der Zehenhöhe (und der Grösse des Vogels) positiv korreliert (Abb. 5, 6). Die Erklärung für diese Zusammenhänge könnte in den elektrophysiologischen Eigenschaften der Herbstschen Körperchen liegen. Der mechanische Reiz, der auf die Zehenoberfläche auftrifft, wird bei grossen Vögeln über eine relativ grössere Distanz zur Rezeptormembran transformiert, wo er dann zum elektrischen Reiz transduziert wird (Goldman 1958). Wahrscheinlich wird der relativ grössere Abstand durch die ebenfalls grössere Aussenkolbenbreite (Transformer, Goldman 1958) bei grossen Vögeln kompensiert.

4. 4. Anzahl der Herbstschen Körperchen

Die totale Anzahl Herbstscher Körperchen pro Fuss variiert stark innerhalb eines Funktionstyps. Die untersuchten Species der Psittaci (Sitzfuss), Falcones, Striges (Greiffuss), Colii (Klammer-Kletterfuss) und Caprimulgi (Lauf-Sitzfuss) besitzen mit mehr als 200 deutlich mehr Tastkörperchen in einem Fuss als die anderen untersuchten Vögel. Es scheint, dass die totale Anzahl von Tastkörperchen sich in einem familien- oder gar ordnungstypischen Rahmen bewegt.

Im ursprünglich anisodactylen Sitzfuss (Bock & Miller 1959)

besaßen die Vögel wahrscheinlich rund 50 Rezeptoren. Aus diesem Sitzfuß haben sich als funktionelle Anpassungen auf verschiedenen Wegen die modernen Fußstypen entwickelt, aber die Anzahl der Tastkörperchen ist gleich geblieben oder hat sich sogar noch verringert, z. B. bei den untersuchten Species der Passeres, Pici, Anseres, Macrochires, Sphenisci, Laro-Limicolae. Nur bei den Falcones, Psittaci, Striges, Colii, Caprimulgi hat sich die absolute Anzahl erhöht.

Die Vögel sind imstande, mit einem Grundinventar an Herbstschen Körperchen in den Füßen verschiedene Funktionen auszuüben. Mit diesem Grundinventar perzipieren sie Drucke und Vibrationen, die von aussen auf die Zehen auftreffen. Für die Perzeption von subtileren taktilen Reizen, wie etwa beim Abtasten von Oberflächen, etwa Rauheit eines Halmes oder Astes, genügte dieses Grundinventar an Tastkörperchen auf beiden Zehenseiten und wenigen auf der Oberseite nicht mehr. Es mussten vor allem auf der Unterseite noch zusätzliche Rezeptoren ausgebildet werden; es musste ein zusätzlicher Feintastsinn entwickelt werden. Wahrscheinlich ermöglichte die Entwicklung von Tastkörperchen auf der Unterseite nicht nur die Verbesserung subtiler Mechanorezeption, sondern entsprechend auch feiner aufeinander abgestimmte und gezieltere Bewegungen der Zehen, bis hin zur Rechts- oder Linksfüssigkeit, d. h. der Bevorzugung eines Fusses beim Ergreifen und Bearbeiten von Nahrung gegenüber dem anderen.

Der rechte Fuß sowohl von *Geopelia cuneata* als auch *Platycercus degans* enthält deutlich mehr Herbstsche Körperchen als der linke Fuß (Abb. 3 a bis d). Von Tauben (Fisher 1956, 1957) und einigen Papageienarten (Friedmann & Davis 1938, McNeil et al. 1971) weiß man, dass sie eine bestimmte Füssigkeit besitzen. Die verschiedenen Papageienarten sind eher Links- als Rechtsfüßer. Wahrscheinlich deutet der Unterschied in der Anzahl von Tastkörperchen im linken und rechten

Fuss von *Geopelia cuneata* und *Platycercus degans* ebenfalls auf eine bestimmte Füssigkeit, nämlich auf eine Rechtsfüssigkeit hin. *Platycercus degans* wäre im Unterschied zu den vielen Linksfüssern unter den Papageien mit seiner Rechtsfüssigkeit eher eine Ausnahme, vorausgesetzt, derjenige Fuss, der die meisten Tastkörperchen enthält, wird auch beim Ergreifen und Bearbeiten von Nahrung gegenüber dem anderen bevorzugt.

5. ZUSAMMENFASSUNG

1. An den Füßen von 33 Vogelarten aus 26 Familien und 16 Ordnungen wurden die topographische Verteilung und die Feinstruktur der Mechanorezeptoren, sowie die Zehenstellung, Zehenphalangenverhältnisse und die Fussbeschilderung untersucht und verglichen.
2. Die Zehenbeschilderung, Zehenproportionen, Phalangenverhältnisse, Krallenform und der Grad der Symphalangie erwiesen sich als extrem mit einem bestimmten Funktionstyp von Fuss korreliert, hingegen zeigte es sich, dass einem bestimmten Funktionstyp nicht immer nur eine Zehenstellung entsprechen muss.
3. In allen Vogelfüssen gibt es Mechanorezeptoren vom Typ der Herbstschen Körperchen. Diese sind im Prinzip bei allen Vögeln gleich aufgebaut. Sie bestehen aus Innenkolben, Aussenkolben und Kapsel. Modifikationen, wie 2- oder mehr-kolbige Tastkörperchen, sind nicht auf bestimmte Funktionstypen beschränkt, sondern treten innerhalb bestimmter Taxa gehäuft auf.

Die seitliche Verteilung der Herbstschen Körperchen auf den Zehenseiten erwies sich bei allen untersuchten Vögeln als einheitlich: Die Tastkörperchen befinden sich stets gehäuft auf der Seite zur nächstliegenden Zehe. Diese Anordnung lässt den Schluss zu, dass hier die Mechanorezeptoren nicht nur der Substratkontrolle dienen, sondern dass die Zehen sich gegenseitig in ihrer jeweiligen Lage kontrollieren.

Extrem funktionsadaptiert ist die proximal-distale Verteilung der Herbstschen Körperchen, jedem Funktionstyp von Fuss entspricht ein bestimmtes Verteilungsmuster.

Hingegen kann die dorso-ventrale Verteilung der Herbstschen Körperchen bei Füßen mit gleicher Funktion vari-

ieren, innerhalb taxonomischer Gruppen ist sie jedoch einheitlich.

Im Gegensatz zum Verteilungsmuster ist die absolute Zahl der in einem Fuss vorkommenden Herbstschen Körperchen eher taxon- und weniger funktionsspezifisch.

Durchmesser, Länge und Abstand der Herbstschen Körperchen von der Zehenoberfläche sind mit der Vogelgrösse positiv korreliert. Hingegen sind Innenkolbendurchmesser und Kapselbreite der Herbstschen Körperchen unabhängig von der Vogelgrösse und bei allen untersuchten Species gleich.

6. LITERATUR

- Berlin, O. G. W. (1963): A comparative study of the hind limb musculature and the toes of four local representatives of Falconiformes. J. Anim. Morphol. Physiol. 9, 1-17.
- Blaszyk, P. (1935): Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Vogelschuppen und Federn und über die Abhängigkeit ihrer Ausbildung am Vogelfuss von der Funktion. I. Morphol. Jb. 75, 483-521.
- Blaszyk, P. (1935): Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Vogelschuppen und Federn und über die Abhängigkeit ihrer Ausbildung am Vogelfuss von der Funktion. II. Morphol. Jb. 75, 522-567.
- Blechschmidt, H. (1929): Messende Untersuchungen über die Fussanpassungen der Baum- und Laufvögel. Morphol. Jb. 61, 517-547.
- Blume, D. (1970): Wendehälse, Echte Spechte. In: Grzimek, B. (Herausg.) Tierleben. Kindler, Zürich. Bd. 9, 86-114.
- Bock, W. J. & W. D. Miller (1959): The scansorial foot of the woodpeckers, with comments on the evolution of perching and climbing feet in birds. Am. Mus. Nov. 1931, 1-45.
- Bolze, G. (1968): Anordnung und Bau der Herbstschen Körperchen in Limicolenschnäbeln im Zusammenhang mit der Nahrungsfindung. Zool. Anz. 181, 313-355.
- Brehm, A. E. (1911): Tierleben. Die Vögel. Bd. III. Bibliograph. Inst., Leipzig und Wien.
- Brown, L. (1979): Die Greifvögel. Ihre Biologie und Ökologie. Paul Parey, Hamburg und Berlin, 256 pp.
- Chouchkov, C. (1978): Cutaneous receptors. In: Advances in anatomy, embryology and cell biology. Bd. 54.

- Editors: A. Brodal et al., Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 62 pp.
- Clark, G. A. (1972): Passerine foot-scutes. Auk 89, 549-558.
- Clark, G. A. (1973): Notched toe pads in climbing oscines. Condor 75, 119-120.
- Cobb, J. L. S. & T. Bennett (1970): Herbst corpuscles in the smooth muscles in the wings of chicks. Experimentia 26, 768-769.
- Daanje, A. (1951): On locomotory movements in birds and the intention movements derived from them. Behaviour 3, 48-98.
- Dinnendahl, L. & G. Kramer (1957): Ueber grössenabhängige Aenderungen von Körperproportionen bei Möwen (*Larus ridibundus*, *L. canus*, *L. argentatus*, *L. marinus*). J. Orn. 98, 282-312.
- Dorst, J. (1971): Das Leben der Vögel. Die Vögel in ihrem Lebensraum. "Enzyklopädie der Natur" Bd. 12-14. Editions Rencontre, Lausanne.
- Dorward, P. K. & A. K. McIntyre (1971): Responses of vibration-sensitive receptors in the interosseous region of the duck's hind limb. J. Physiol. 219, 77-87.
- Engels, W. L. (1938): Variation in bone length and limb proportions in the coot (*Fulica americana*). J. Morph. 62, 599-607.
- Fisher, H. I. (1946): Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of new world vultures. Am. Midl. Nat. 35, 545-727.
- Fisher, H. I. (1956): The landing forces of domestic pigeons. Auk 73, 85-105.

- Fisher, H. I. (1957): Footedness in domestic pigeons. *Anat. Rec.* 128, 551.
- Friedmann, H. & M. Davis (1938): "Left-handedness" in parrots. *Auk* 55, 478-480.
- Goldman, D. E. (1958): The transducer action of mechanoreceptor membranes. *J. Gen. Physiol.* 4, 59-68.
- Goslow, G. E. (1972): Adaptive mechanisms of the raptor pelvic limb. *Auk* 89, 47-64.
- Gottschaldt, K.-M. (1974 a): The physiological basis of tactile sensibility in the beak of geese. *J. comp. Physiol.* 95, 29-47.
- Gottschaldt, K.-M. (1974 b): Mechanoreceptors in the beaks of birds. *Rheinisch-Westfälische Akademie der Wissenschaften, Abhandlung 53, Symposium Mechano-reception*, 109-113.
- Graefe, G. (1963): Einige Merkmale am Körperbau der europäischen Reiher, betrachtet in Beziehung zum Lebensraum. *J. Orn.* 104, 293.
- Gregory, J. E. (1973): An electrophysiological investigation of the receptor apparatus of the duck's bill. *J. Physiol.* 229, 151-164.
- Halata, Z. (1971): Die Ultrastruktur der Lamellenkörperchen bei Wasservögeln (Herbstsche Endigungen). *Acta anat.* 80, 362-376.
- Heinzel, H., Fitter, R. & J. Parslow (1972): Pareys Vogelbuch. Alle Vögel Europas, Nordafrikas und des Mittleren Ostens. Paul Parey, Hamburg und Berlin, 324 pp.
- Hesse, E. (1920): Trippelnde Beinbewegungen, insbesondere bei Stelzvögeln. *Orn. Monatsber.* 28, 87-90.
- Iggo, A. (1976): Is the physiology of cutaneous receptors determined by morphology? *Progr. Brain Res.* 43,

- 15-31. In: Somatosensory and visceral receptor mechanisms. Editors: A. Iggo & O. B. Ilyinsky.
- Iggo, A. & K.-M. Gottschaldt (1974): Cutaneous mechanoreceptors in simple and in complex sensory structures. Rheinisch-Westfälische Akademie der Wissenschaften, Abhandlung 53, Symposium Mechanoreception, 153-176.
- Ingram, C. (1955): The foot of the young swift *Apus apus*. *Ibis* 97, 149-150.
- Kopperi, A. J. (1928): Ueber die Zehenmuskulatur der Vögel. *Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo* 6, 187-255.
- Krulis, V. (1978): Struktur und Verteilung von Tastrezeptoren im Schnabel-Zungenbereich von Singvögeln, im besonderen der *Fringillidae*. *Rev. suisse Zool.* 85, 385-447.
- Kunkel, P. (1962): Zur Verbreitung des Hüpfens und Laufens unter Sperlingsvögeln (*Passeres*). *Z. Tierpsychol.* 19, 417-439.
- Law, E. (1929): Down-tree progress of *Sitta pygmaea*. *Condor* 31, 45-51.
- Leisler, B. (1972): Artmerkmale am Fuss adulter Teich- und Sumpfrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*) und ihre Funktion. *J. Orn.* 133, 366-373.
- Leisler, B. (1975): Die Bedeutung der Fussmorphologie für die ökologische Sonderung mitteleuropäischer Rohrsänger (*Acrocephalus*) und Schwirle (*Locustella*). *J. Orn.* 16, 117-153.
- Leisler, B. (1977): Oekomorphologische Aspekte von Speziation und adaptiver Radiation bei Vögeln. *Vogelwarte* 29, Sonderheft, 136-153.

- Lennerstedt, I. (1972): Papilla-size in the sole of some passerines. Proc. XV. Int. Orn. Congr. 1970, 664.
- Malinovsky, L. (1967): Die Nervenendkörperchen in der Haut von Vögeln und ihre Variabilität. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 77, 279-303.
- Malinovsky, L. & R. Zemanek (1970): Sensory nerve endings in the joint capsules of the large limb joints in the domestic hen (*Gallus domesticus*) and the rook (*Corvus frugilegus*). Folia morph. 18, 206-212.
- McNeil, R., Rodriguez, J. R. & D. M. Figuera B. (1971): Handedness in the brown-throated parakeet *Aratinga pertinax* in relation with skeletal asymmetry. Ibis 113, 494-499.
- Mebs, T. (1968): Die Falken und ihre Verwandten. In: Grzimek, B. (Herausg.) Tierleben. Kindler, Zürich. Bd. 7, 402-422.
- Müller, W. (1907): Zur Entwicklung der Striges und deren Wendezehe. Zool. Anz. 31, 406-436.
- Munger, B. L. (1966): The ultrastructure of Herbst and Grandry corpuscles. Anat. Rec. 154, 391-392.
- Nafstad, P. H. J. & A. E. Andersen (1970): Ultrastructural investigation on the innervation of the Herbst corpuscle. Z. Zellforsch. 103, 109-114.
- Nel, J. T. (1940): Histologische und anatomische Untersuchungen an der Hinterextremität einiger Vögel. Verhandl. Naturhist.-Med. Vereins, Heidelberg 18, 223-244.
- Osterhaus, S. M. B. (1962): Adaptive modifications in the leg structure of some north american warblers. Am. Midl. Nat. 68, 474-486.
- Palmgren, P. (1937): Beiträge zur biologischen Anatomie der hinteren Extremitäten der Vögel. Acta Soc.

Fauna Flora Fenn. 60, 136-161.

- Quilliam, T. A. (1963): Differences in structure of three lamellated nerve endings. J. Anat., Lond. 97, 299.
- Quilliam, T. A. (1966): Unit design and array patterns in receptor organs. Ciba Symposium "Touch, Heat and Pain ", Churchill, London, 86-112.
- Quilliam, T. A. & J. Armstrong (1963): Mechanoreceptors. Endeavour 22, 55-60.
- Reichenow, A. (1871): Die Fussbildungen der Vögel. J. Orn. 19, 401-458.
- Reichenow, A. (1905): Benennung der äusseren Teile des Vogelkörpers und Messungen. Orn. Monatsber. 13, 43-47.
- Richardson, F. (1942): Adaptive modifications for tree-trunk foraging in birds. Univ. Calif. Publ. Zool. 46, 317-368.
- Romeis, B. (1948): Mikroskopische Technik. 15. verb. Auflage, Oldenbourg, München, 695 pp.
- Rüger, A. (1972): Funktionell-anatomische Untersuchungen an Spechten. Z. wiss. Zool. 184, 63-163.
- Rüggeberg, T. (1960): Zur funktionellen Anatomie der hinteren Extremität einiger mitteleuropäischer Singvogelarten. Z. wiss. Zool. 164, 1-106.
- Saxod, R. (1978): Development of cutaneous sensory receptors in birds. In: Handbook of sensory physiology, development of sensory systems, IX, 337-417. Editor: Marcus Jacobson, Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Scharnke, H. (1930): Physiologisch-anatomische Studien am Fuss der Spechte. J. Orn. 78, 308-327.
- Schwartzkopff, J. (1948): Der Vibrationssinn der Vögel. Naturwissenschaften 35, 318-319.

- Sigmund, L. (1959): Mechanik und anatomische Grundlagen der Fortbewegung bei Wasserralle (*Rallus aquaticus* L.), Teichhuhn (*Gallinula chloropus* L.) und Blässhuhn (*Fulica atra* L.). J. Orn. 100, 3-24.
- Skoglund, C. R. (1960): Properties of Pacinian corpuscles of ulnar and tibial location in cat and fowl. Acta physiol. scand. 60, 385-386.
- Skutch, A. F. (1968): Die Steisshühner. In: Grzimek, B. (Herausg.) Tierleben. Kindler, Zürich. Bd. 7, 79-84.
- Spring, L. W. (1965): Climbing and pecking adaptations in some north american woodpeckers. Condor 76, 457-488.
- Stammer, A. (1961): Die Nervenendorgane der Vogelhaut. Acta Biol. Univ. Szeged. 7, 115-131.
- Steinbacher, G. (1935): Funktionell-anatomische Untersuchungen an Vogelfüssen mit Wendezeihen und Rückzeihen. J. Orn. 83, 214-282.
- Stolpe, M. (1932): Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel. J. Orn. 80, 161-247.
- Stonehouse, B. (1968): Die Pinguine. In: Grzimek, B. (Herausg.) Tierleben. Kindler, Zürich. Bd. 7, 117-132.
- Stork, H.-J. (1968): Morphologische Untersuchungen an Drosseln. Eine Analyse von Anpassungsstrukturen im Körperbau von 6 europäischen Arten der Gattung *Turdus* L. Z. wiss. Zool. 178, 72-185.
- Strauss, E. (1939): Vergleichende Beobachtungen über Verhaltensweisen von Rabenvögeln. Z. Tierpsychol. 2, 145-172.
- van Tets, G. F. (1968): Die Ruderfüsser, Kormorane und Schlangenhalsvögel. In: Grzimek, B. (Herausg.)

- Tierleben. Kindler, Zürich. Bd. 7, 162-172.
- von Boetticher, H. (1930): Morphologische und phylogenetische Studien über die hornige Fussbekleidung der Vögel. Jen. Z. Naturw. 64, 377-448.
- Winkler, H. & W. J. Bock (1976): Analyse der Kräfteverhältnisse bei Klettervögeln. J. Orn. 117, 397-418.
- Wortmann, B. (1972): Zur biologischen Anatomie der Hinterextremität von Limikolen. Z. wiss. Zool. 183, 253-349.
- Ziswiler, V. (1976): Spezielle Zoologie. Wirbeltiere. Bd. II Amniota. Georg Thieme, Stuttgart, 658 pp.

7. ABBILDUNGEN

Abb. 1 Herbstsche Körperchen halbschematisch

a Längsschnitt

b Querschnitt

IK Innenkolben

IKK Innenkolbenkerne

AK Aussenkolben

AKK Aussenkolbenkerne

K Kapsel

N Nerv

MS Myelinscheide

Masse:

L HK Länge des Herbstschen Körperchens

Ø IK Durchmesser des Innenkolbens

B AK Breite des Aussenkolbens

B K Breite der Kapsel

Ø HK Durchmesser des Herbstschen Körperchens

c Zehenhöhe

d Abstand des Herbstschen Körperchens von der
Oberfläche

D Dermis

E Epidermis

Masse:

ZH Zehenhöhe

HK-OF Abstand des Herbstschen Körperchens
von der Oberfläche

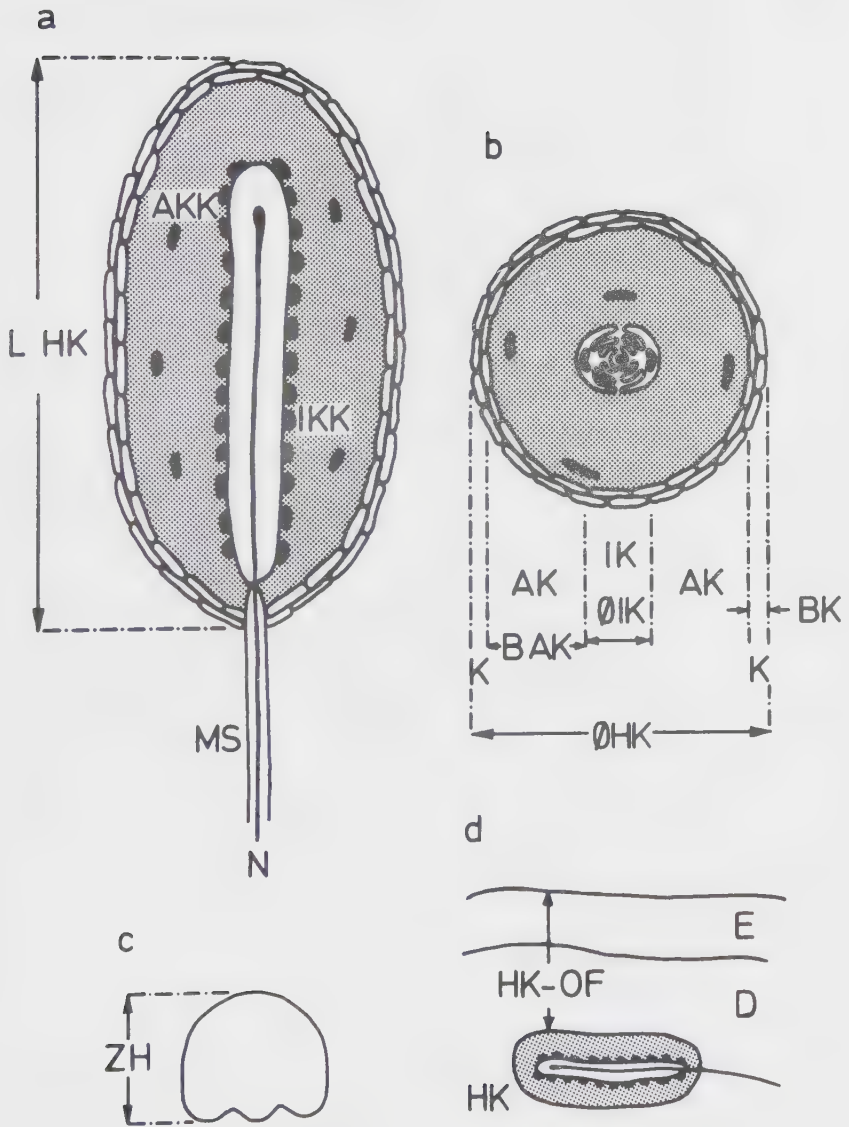


Abb. 1 Herbstsche Körperchen halbschematisch

Abb. 2 Proximal-distale und topographische Verteilung der Herbstschen Körperchen in verschiedenen Vogelfüssen

Die vertikalen Linien entsprechen den proportionsgetreuen Längsachsen der Zehen I, II, III und IV.

Unterbrochene Linie links der Vertikalachsen:

Grenzen der Blechschmidt-Abschnitte (Bl),

Unterbrochene Linie rechts der Vertikalachsen:

Grenzen der Rüggeberg-Abschnitte (Rü 1, Rü 2),

Strichpunktierte Linie: Beginn der äusseren Zehenverwachsung,

Säulen auf den vertikalen Achsen: Anzahl der Herbstschen Körperchen im entsprechenden Zehenquerschnitt,

Schematische Zehenquerschnitte: Für jeden der Blechschmidt-, bzw. Rüggeberg-Abschnitte sind auf einem Zehenquerschnitt die absoluten Zahlen der in einer bestimmten topographischen Lage vorkommenden Herbst-

schen Körperchen eingetragen. Eine analoge Darstellung für die gesamte Zehe findet sich am proximalen Ende der Zehenachsen. Die Zahlen neben den Zehenquerschnitten stehen für die Herbstschen Körperchen in den Schwimm- oder Zehenzwischenhäuten. S, TMT: Schematischer Sohlen- und Laufquerschnitt mit der in den entsprechenden topographischen Lage eingetragenen Anzahl Herbstscher Körperchen.

d: distal

p: proximal

l: links

r: rechts

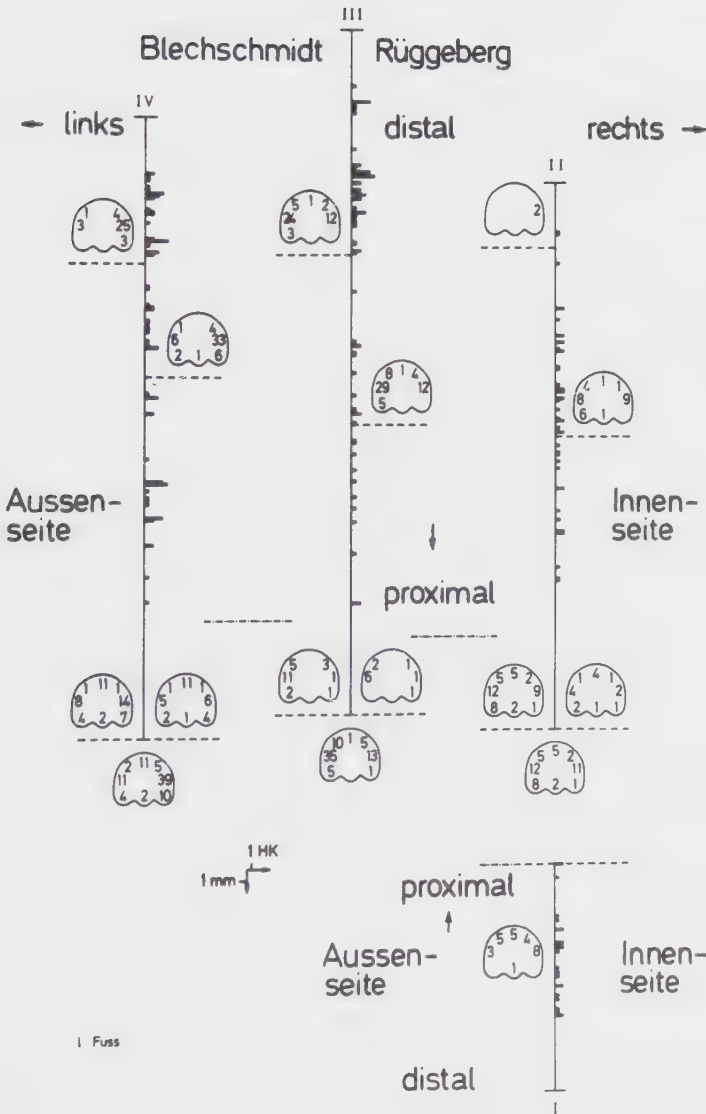
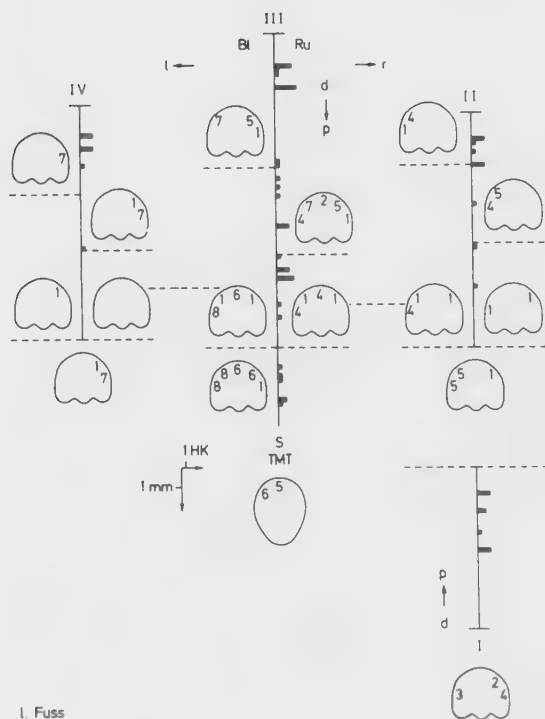


Abb. 2 Proximal-distale und topographische Verteilung der Herbstschen Körperchen in versch. Vogelfüssen
Abb. 2 a *Gallus domesticus*, typischer Lauf-Rennfuss



l. Fuss

Abb. 2 Proximal-distale und topographische Verteilung der Herbstschen Körperchen in versch. Vogelfüssen
Abb. 2 b *Anthus spinoletta*, typischer Lauf-Schreitfuss

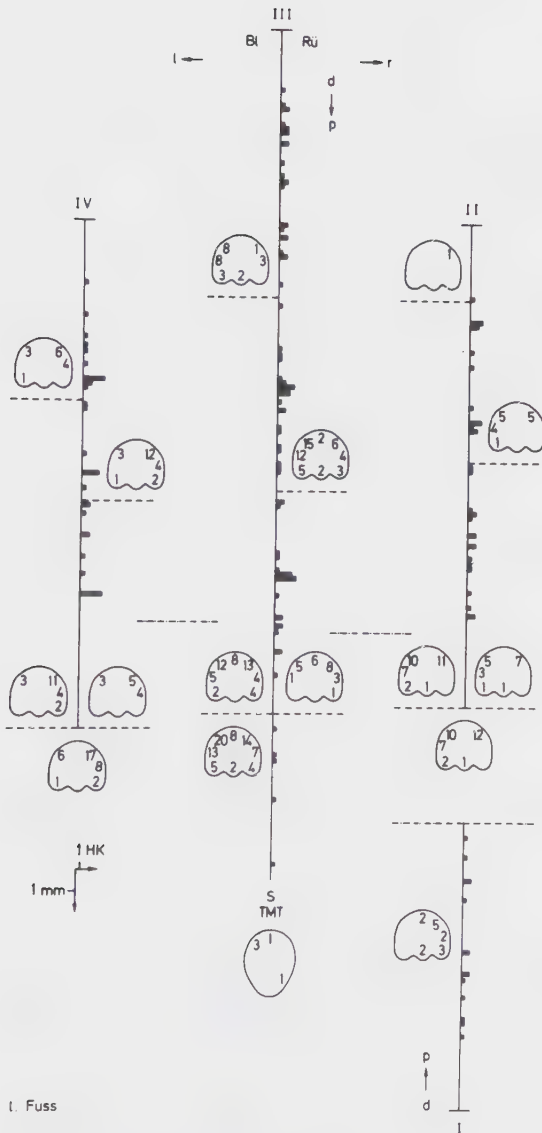
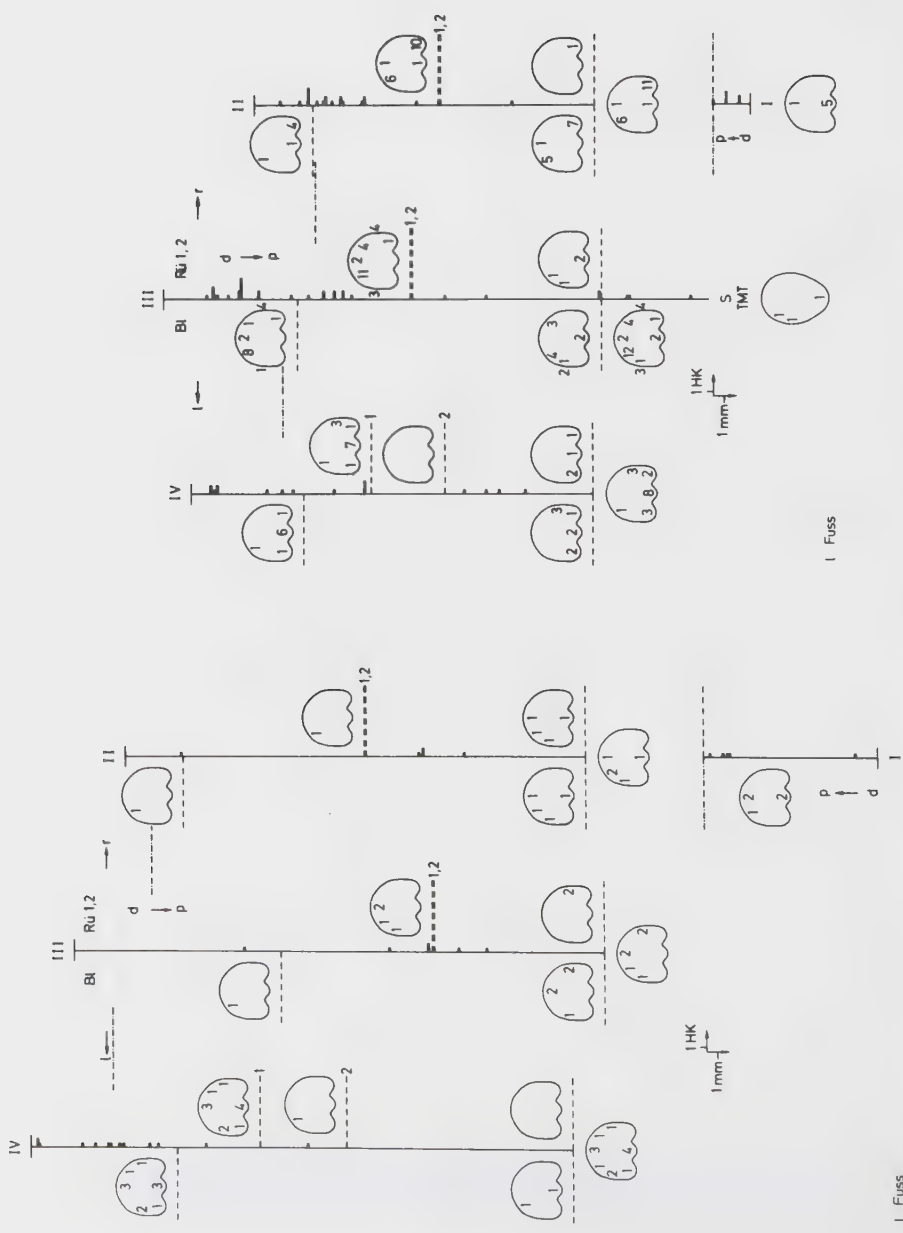


Abb. 2 Proximal-distale und topographische Verteilung der Herbstschen Körperchen in versch. Vogelfüssen
 Abb. 2 c *Columba livia*, typischer Lauf-Sitzfuss



I Fuss

Abb. 2 Proximal-distale und topographische Verteilung der Herbstschen Körperchen
 Abb. 2 d Anas platyrhynchos, typischer Schwimmfuss
 Abb. 2 e Larus ridibundus, typischer Schwimm-Lauf Fuss

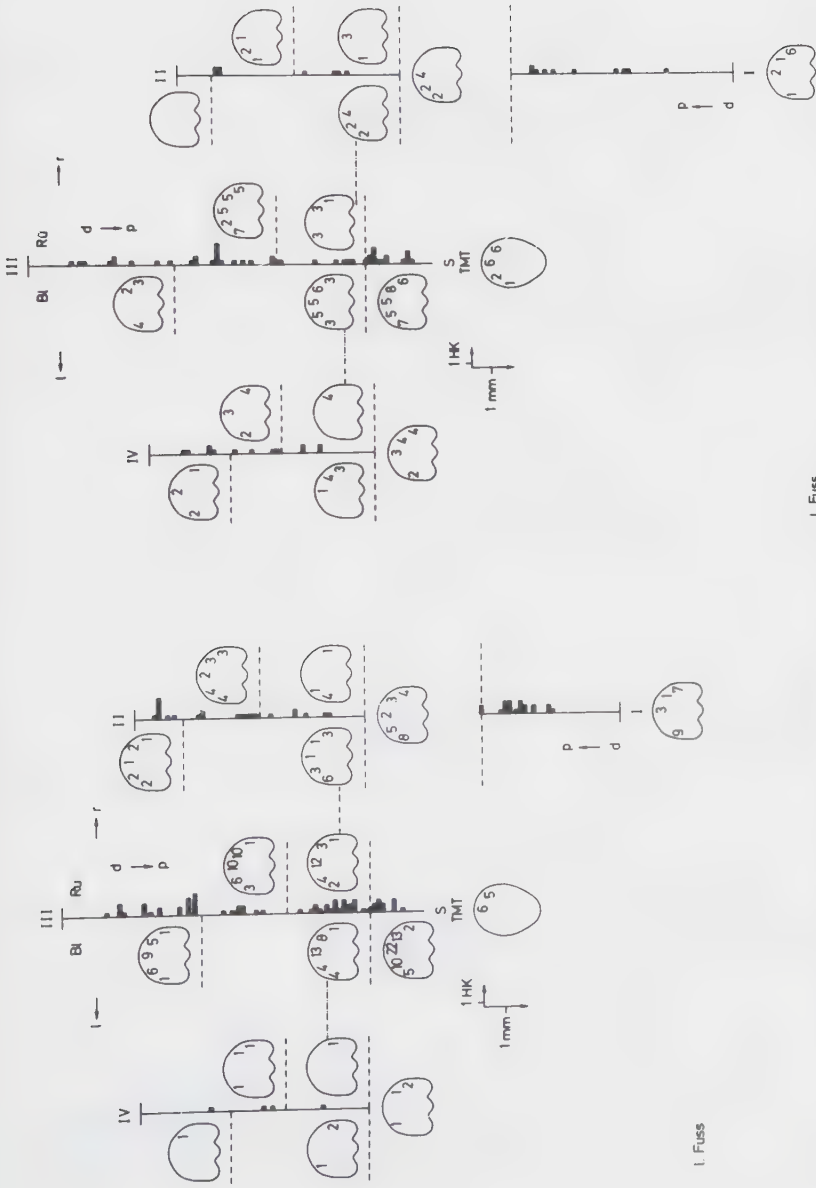


Abb. 2 Proximal-distale und topographische Verteilung der Herbstschen Körperchen
 Abb. 2 f *Lonchura striata*,
 Abb. 2 g *Padda oryzivora*,
 typischer Klammer-Sitzfuss

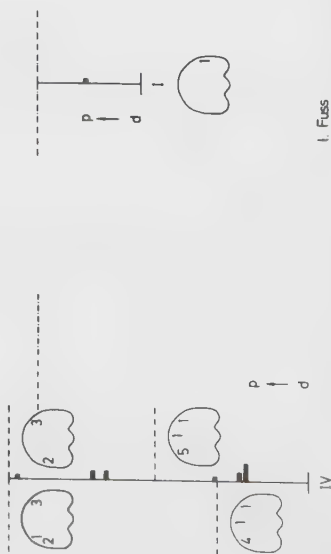


Abb. 2 Proximal-distale und topographische Verteilung der Herbstschen Körperchen
Abb. 2 h Dendrocopus minor, Abb. 2 i Colius macrourus,
typischer Kletterfuss typischer Klammer-Kletterfuss

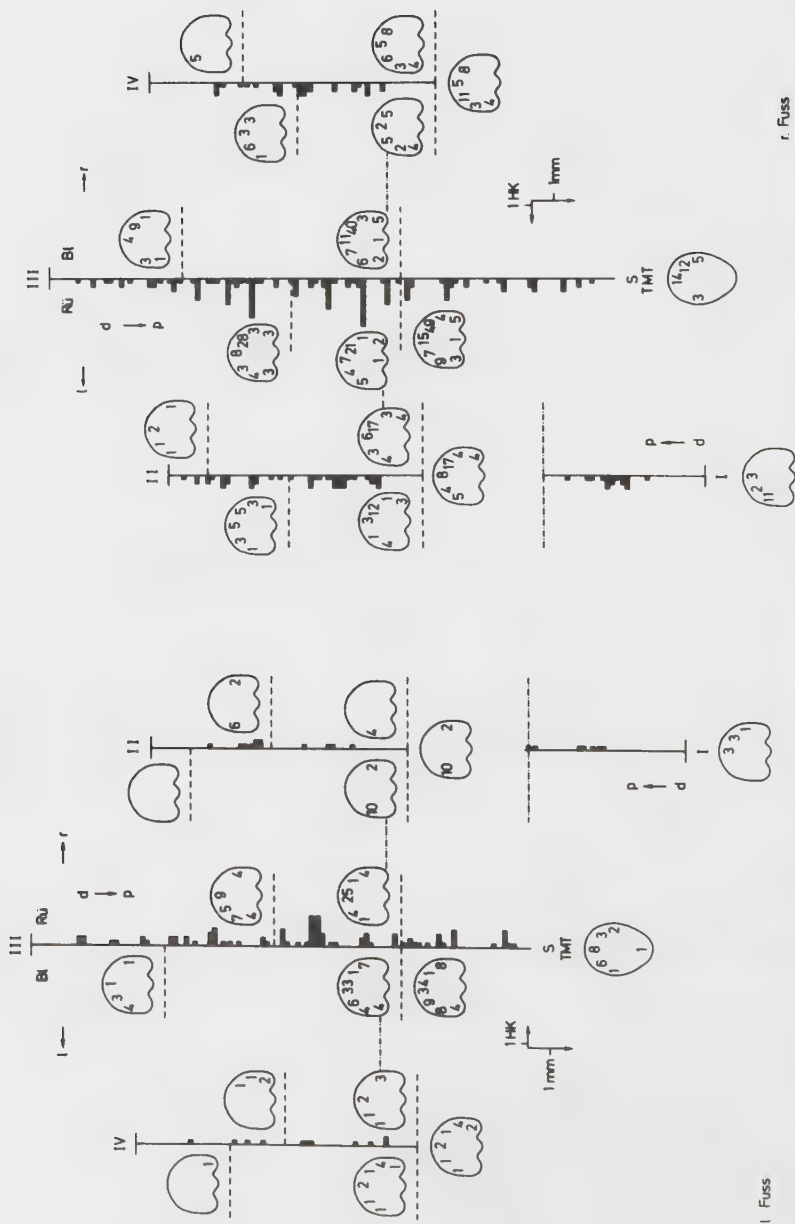


Abb. 3 Verteilung der Herbstschon Körperchen im linken und rechten Fuss des gleichen Vogels (Legende Abb. 2)

Abb. 3 a *Geopelia cuneata*, linker Fuss

Abb. 3 b *Geopelia cuneata*, rechter Fuss

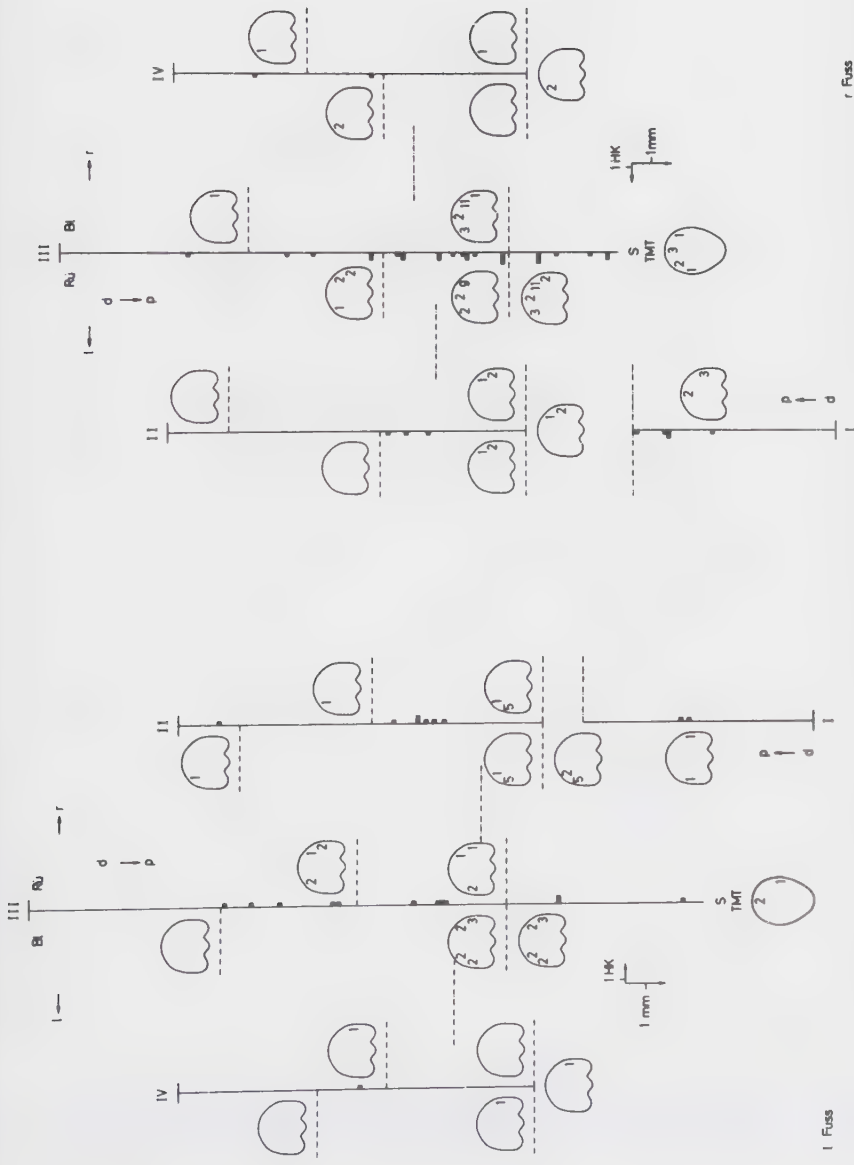


Abb. 3 Verteilung der Herbstschen Körperchen im linken und rechten Fuss des gleichen Vogels (Legende Abb. 2)

Abb. 3 e Turdus merula, linker Fuss

Abb. 3 f Turdus merula, rechter Fuss

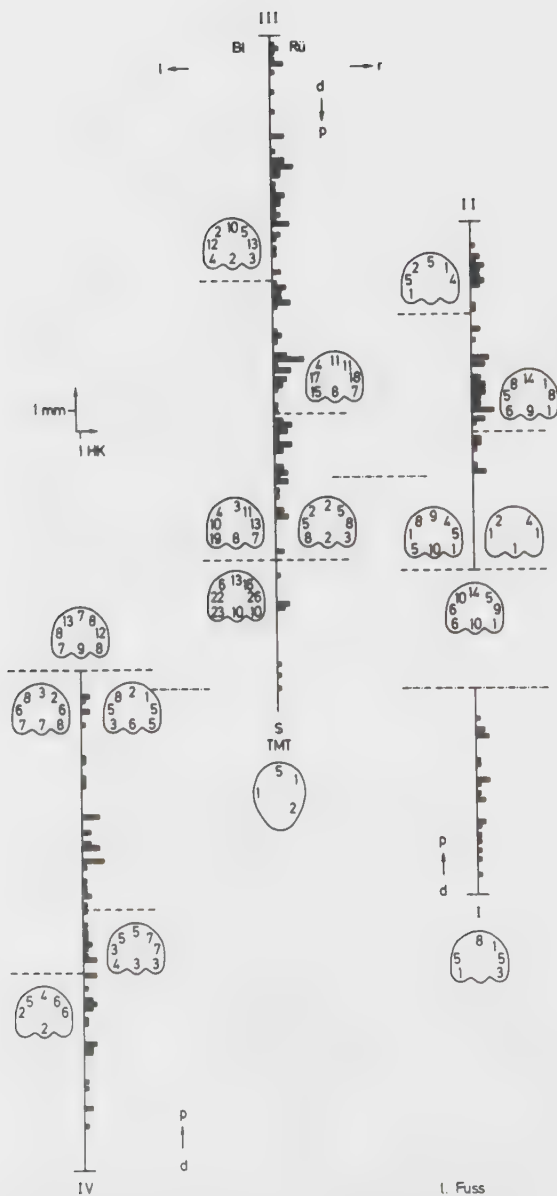


Abb. 3 Verteilung der Herbstschen Körperchen im linken und rechten Fuss des gleichen Vogels (Legende Abb. 2)

Abb. 3 c *Platycercus degans*, linker Fuss

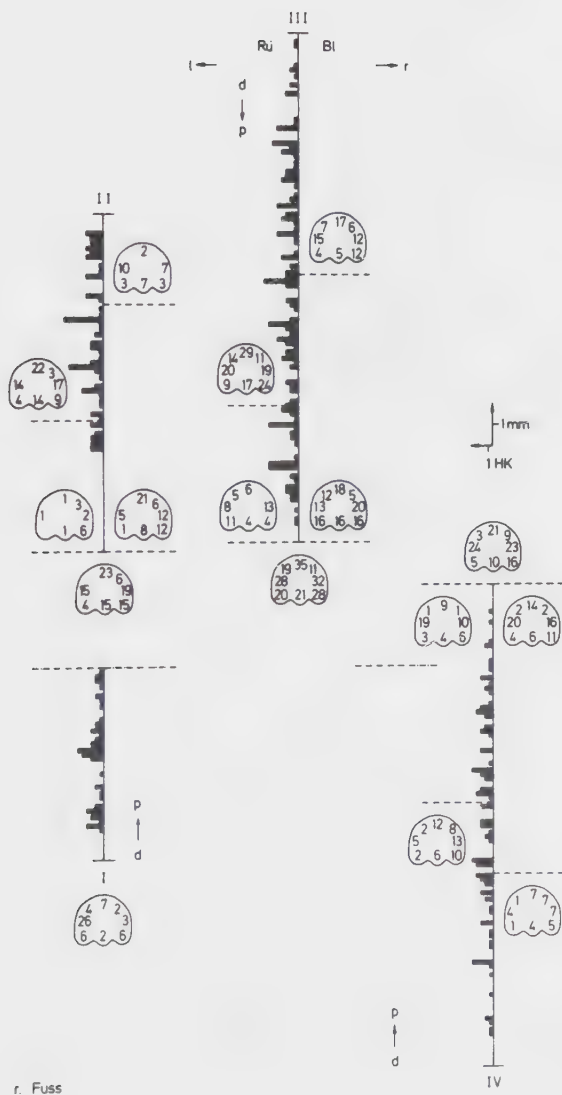


Abb. 3 Verteilung der Herbstschen Körperchen im linken
und rechten Fuss des gleichen Vogels (Legende Abb. 2)
Abb. 3 d *Platycercus degans*, rechter Fuss

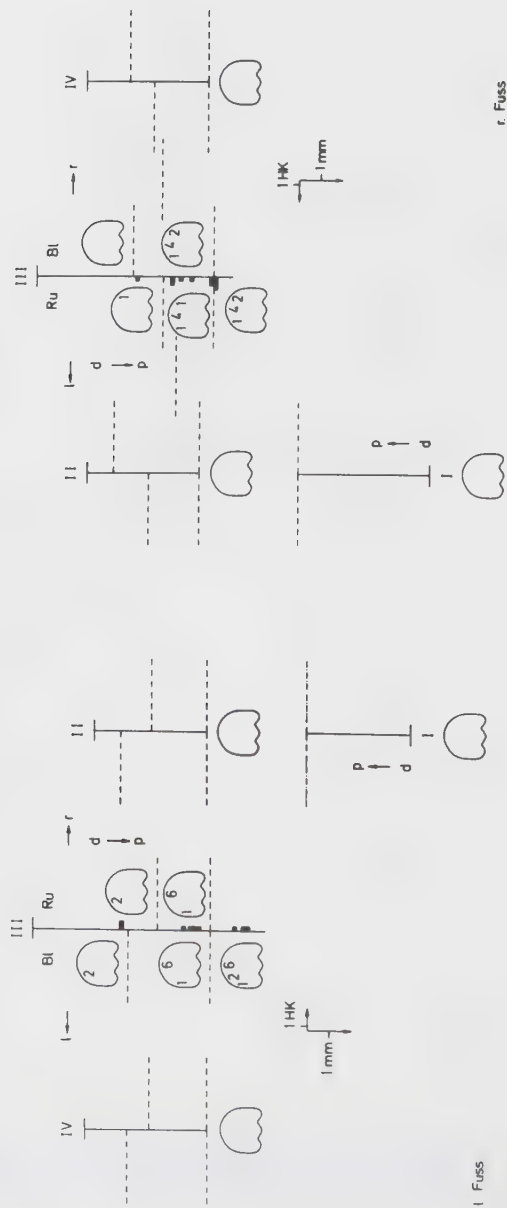


Abb. 3 Verteilung der Herbstschen Körperchen im linken und rechten Fuss des gleichen Vogels (Legende Abb. 2)

Abb. 3 g Colibri coruscans, linker Fuss Abb. 3 h Colibri coruscans, rechter Fuss

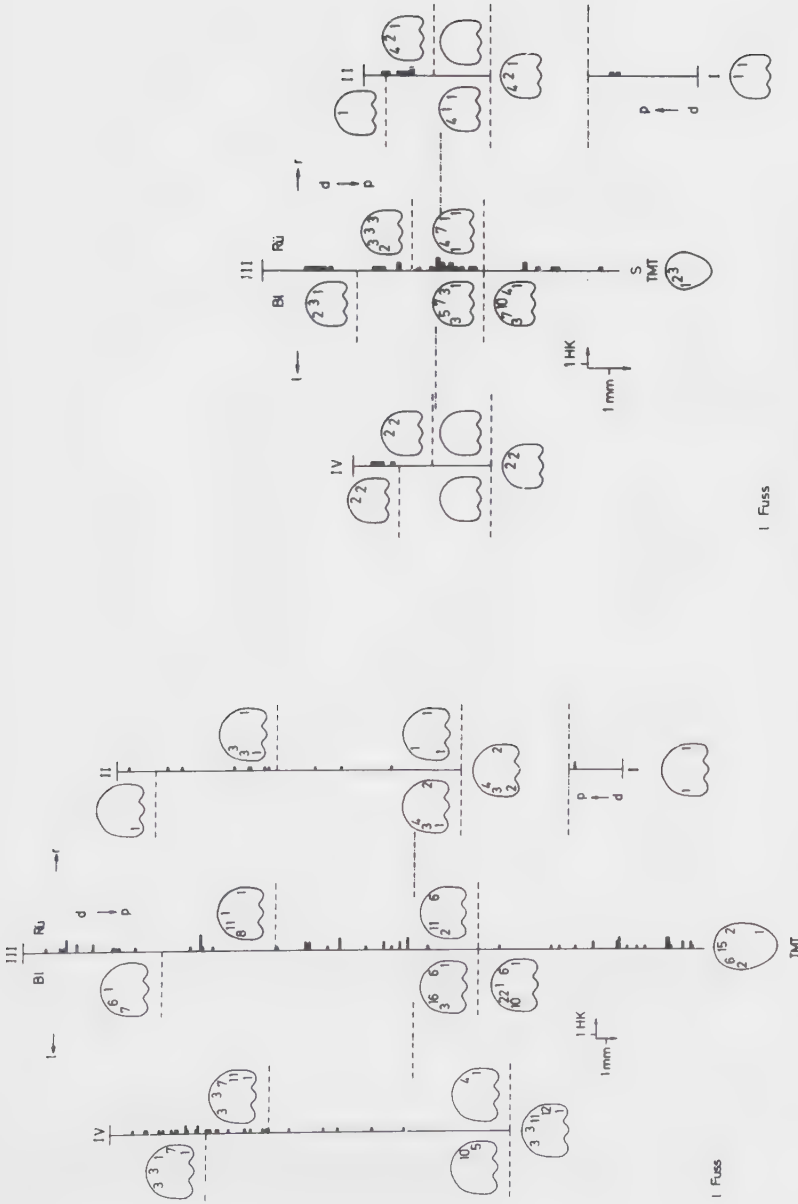


Abb. 4 Verteilung der Herbstschen Körperchen in den übrigen untersuchten Vogelfüssen
(Legende Abb. 2)
Abb. 4 a *Rhynchotus rufescens* Abb. 4 b *Pyrrhuluda leucotis*

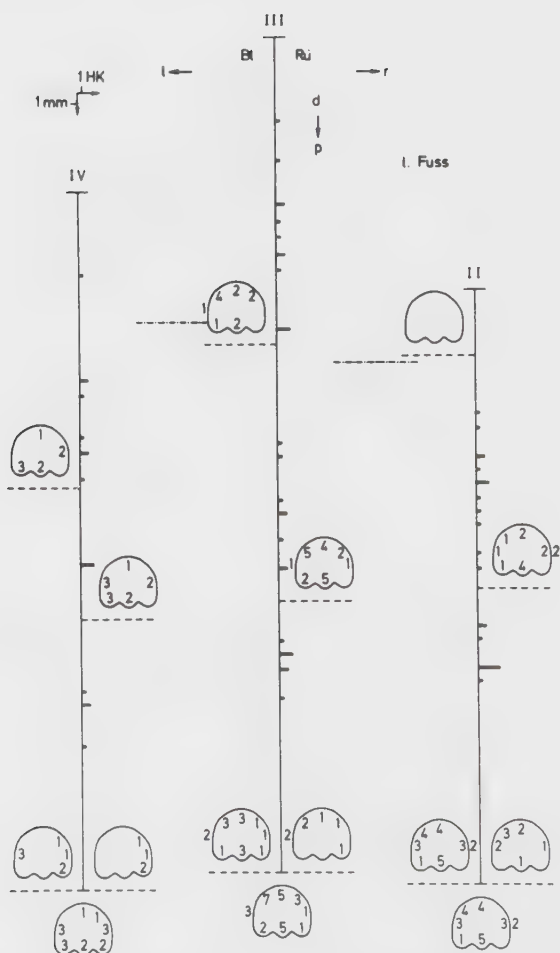


Abb. 4 Verteilung der Herbst'schen Körperchen in den übrigen untersuchten Vogelfüssen (Legende Abb. 2)

Abb. 4 c *Spheniscus humboldti*

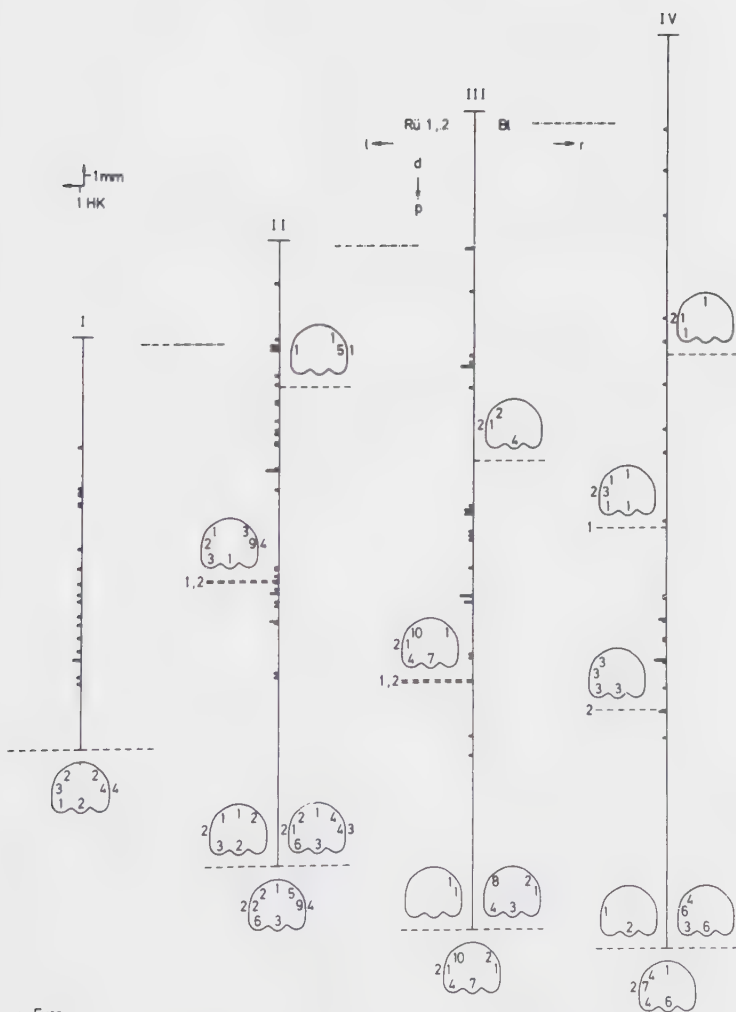


Abb. 4 Verteilung der Herbstschen Körperchen in den übrigen untersuchten Vogelfüssen (Legende Abb. 2)

Abb. 4 d *Phalacrocorax carbo*

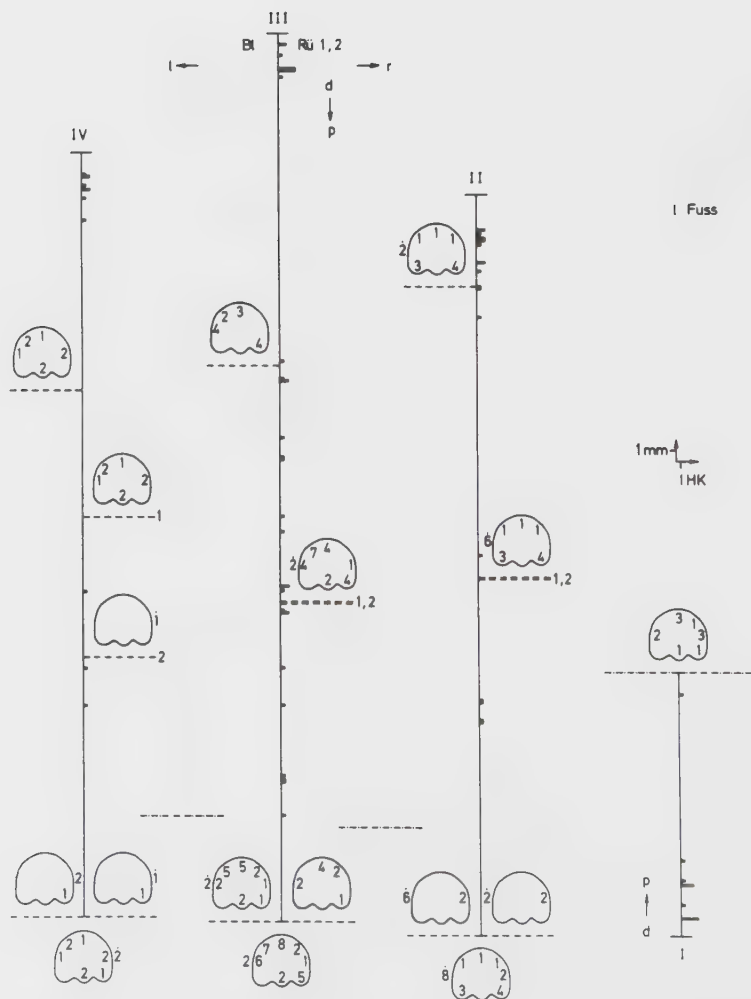


Abb. 4 Verteilung der Herbstschen Körperchen in den übrigen untersuchten Vogelfüssen (Legende Abb. 2)

Abb. 4 e *Fulica atra*

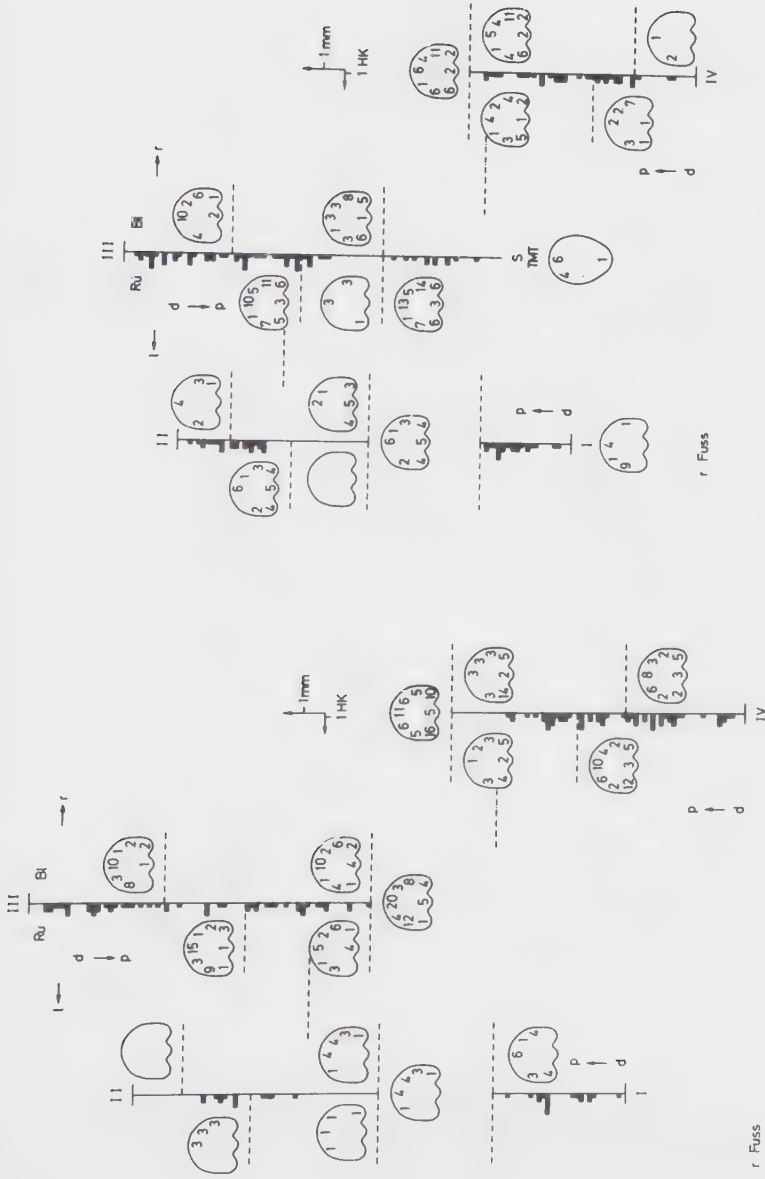


Abb. 4 Verteilung der Herbstschen Körperchen in den übrigen untersuchten Vogelfüssen (Legende Abb. 2)

Abb. 4 f *Agapornis roseicollis* Abb. 4 g *Melopsittacus undulatus*

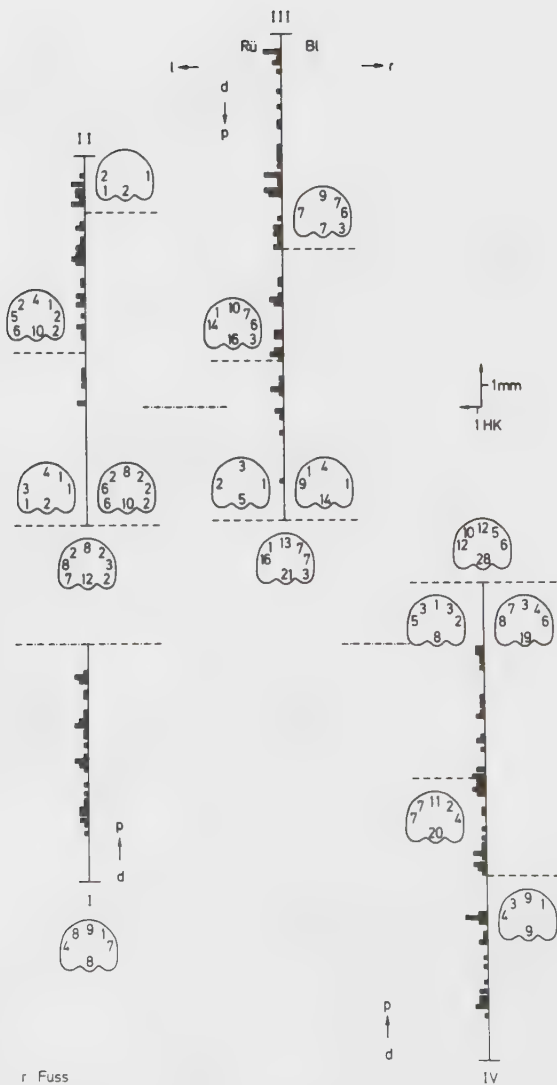


Abb. 4 Verteilung der Herbstschen Körperchen in den übrigen untersuchten Vogelfüssen (Legende Abb. 2)

Abb. 4 h *Psittacula krameri*

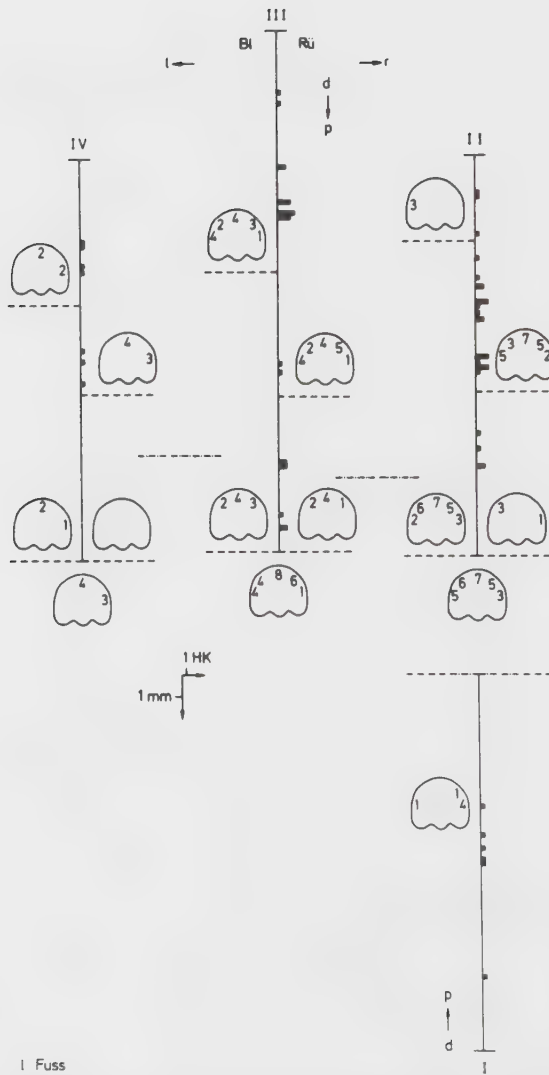


Abb. 4 Verteilung der Herbst'schen Körperchen in den übrigen untersuchten Vogelfüssen (Legende Abb. 2)

Abb. 4 1 *Nucifraga caryocatactes*

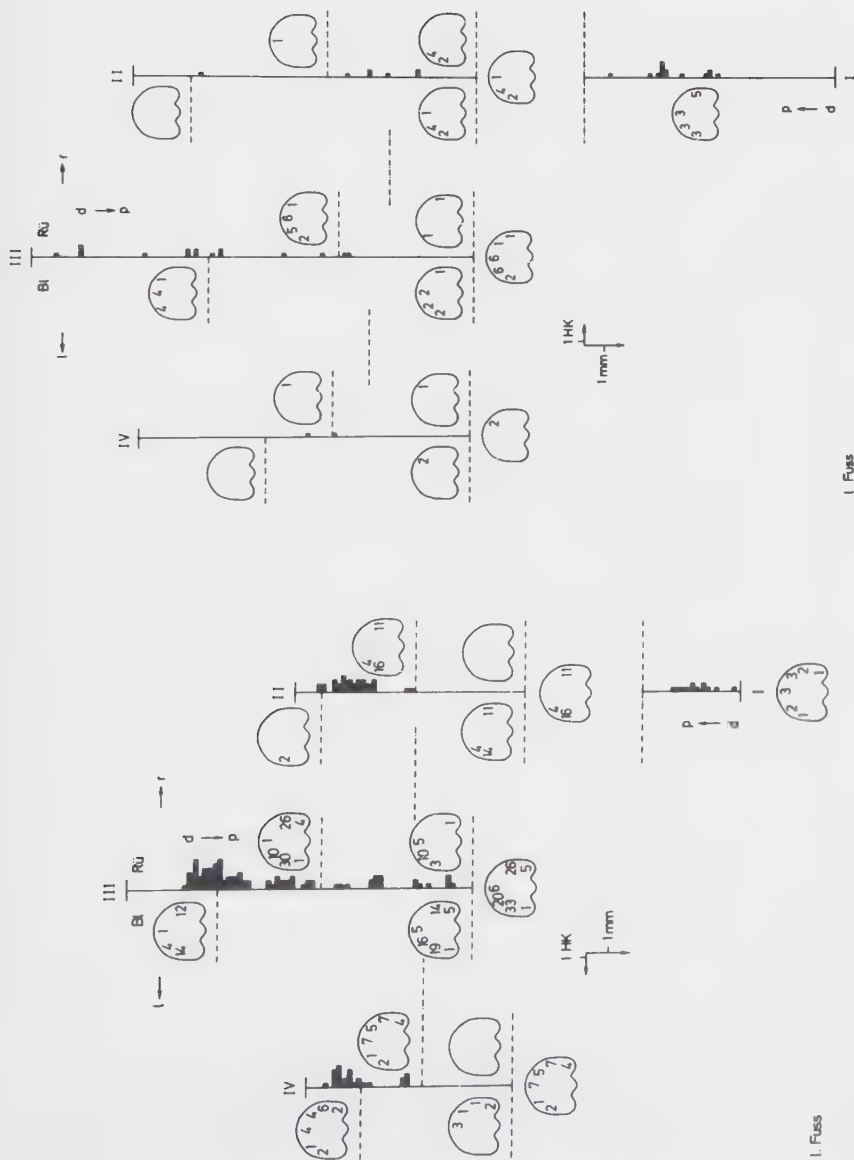


Abb. 4 Verteilung der Herbstschen Körperchen in den übrigen untersuchten Vogelfüßen (Legende Abb. 2)

Abb. 4 m *Caprimulgus europaeus* Abb. 4 n *Turdus merula*, 1. Ind.

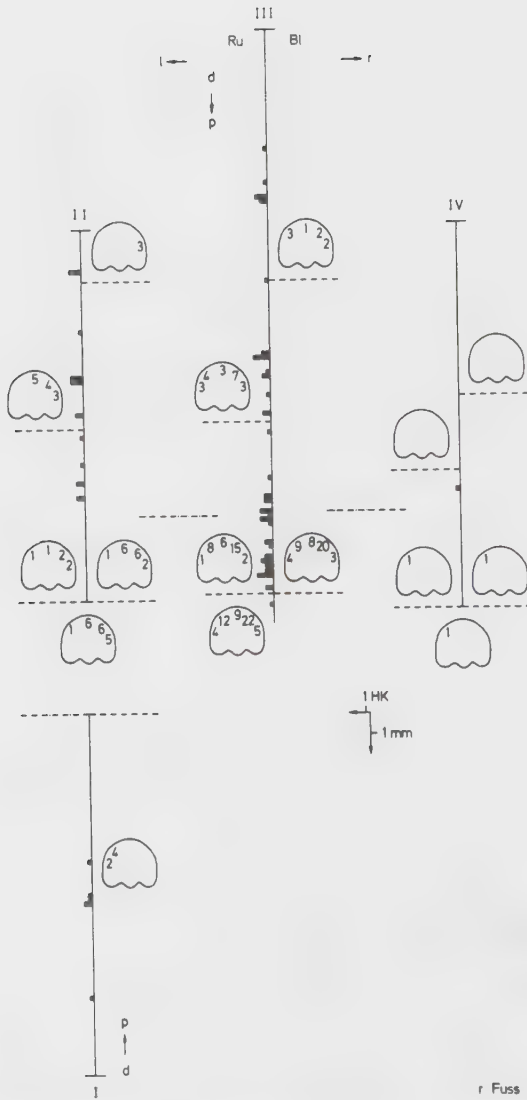


Abb. 4 Verteilung der Herbstschen Körperchen in den übrigen untersuchten Vogelfüssen (Legende Abb. 2)

Abb. 4 o *Pica pica*

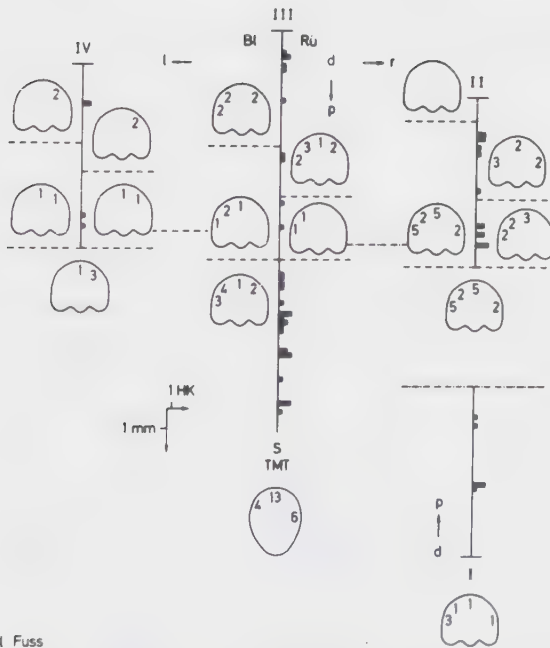


Abb. 4 Verteilung der Herbst'schen Körperchen in den übrigen untersuchten Vogelfüssen (Legende Abb. 2)

Abb. 4 p *Acrocephalus palustris*

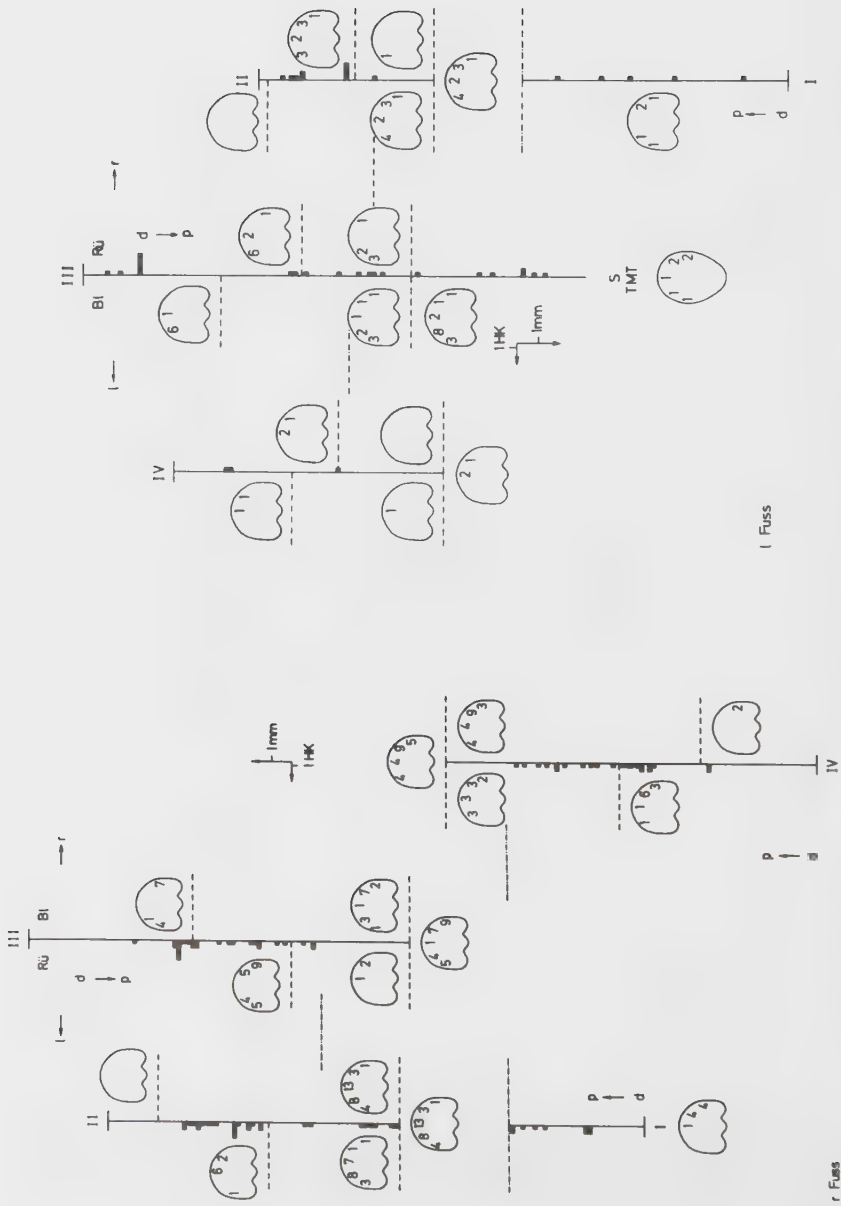
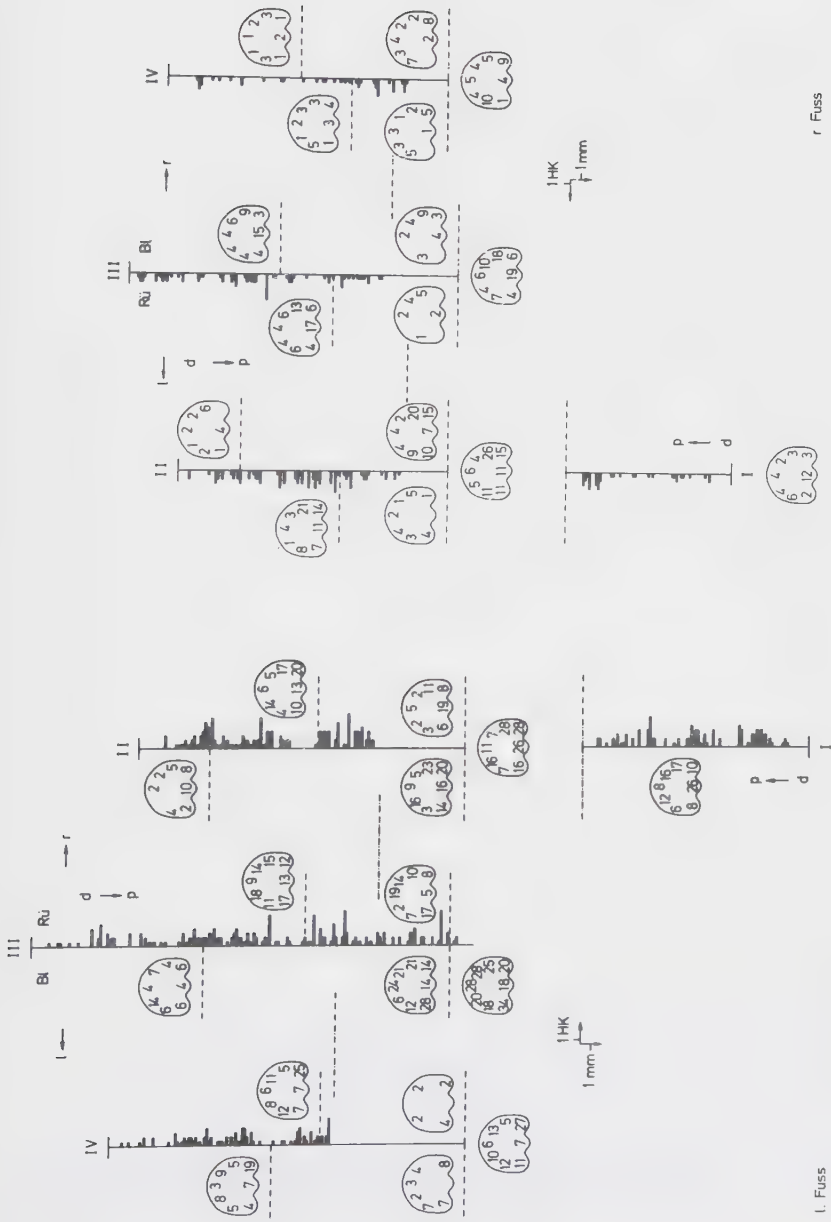


Abb. 4 Verteilung der Herbstschon Körpchen in den übrigen untersuchten Vogelfüssen

(Legende Abb. 2)

Abb. 4 *Buccanodon leucotis*

Abb. 4 *Buccanodon europaea*



I. Fuss

r Fuss

Abb. 4 Verteilung der Herbstsch'schen Körperchen in den übrigen untersuchten Vogelfüssen (Legende Abb. 2)

Abb. 4 s Pernis apivorus
Abb. 4 t Falco tinnunculus

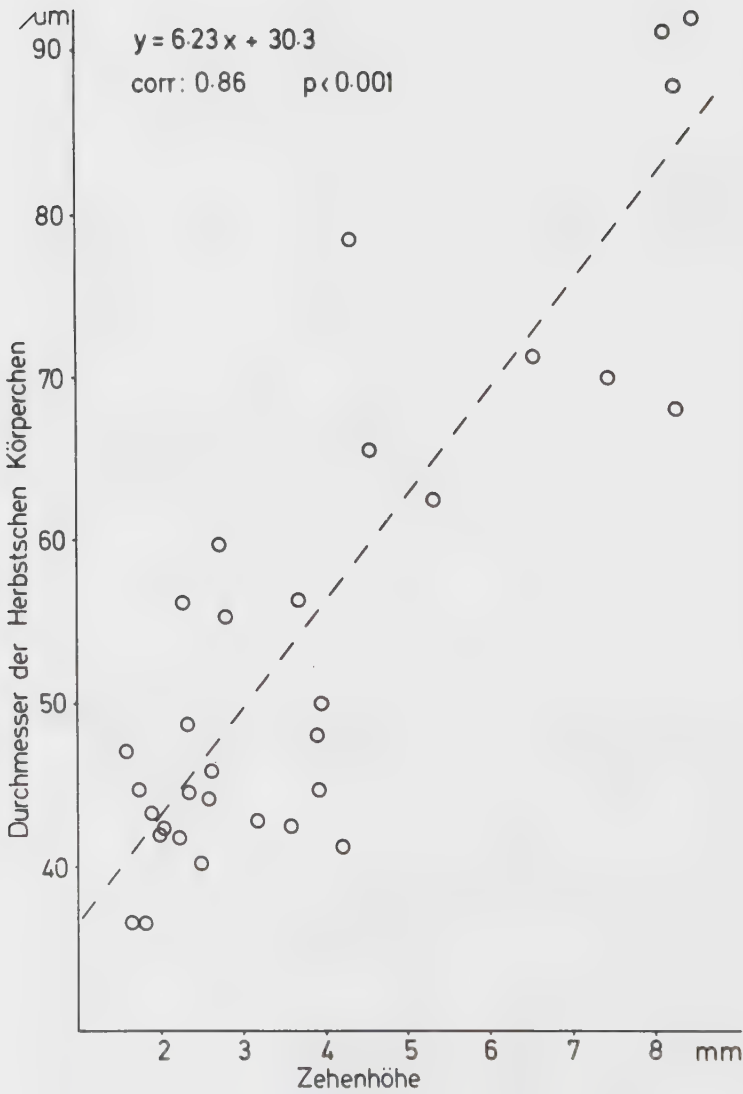


Abb. 5 Korrelation von Zehenhöhe und Durchmesser Herbstscher Körperchen von 32 der untersuchten Species

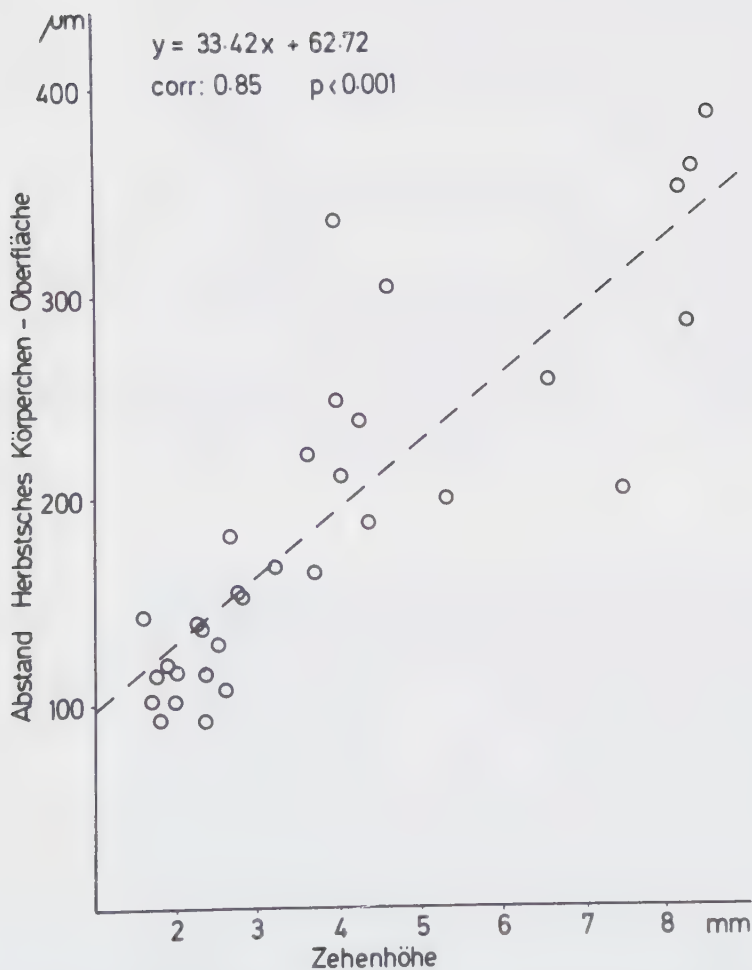


Abb. 6 Korrelation von Zehenhöhe und Abstand Herbstscher Körperchen zur Zehenoberfläche von 32 der untersuchten Species

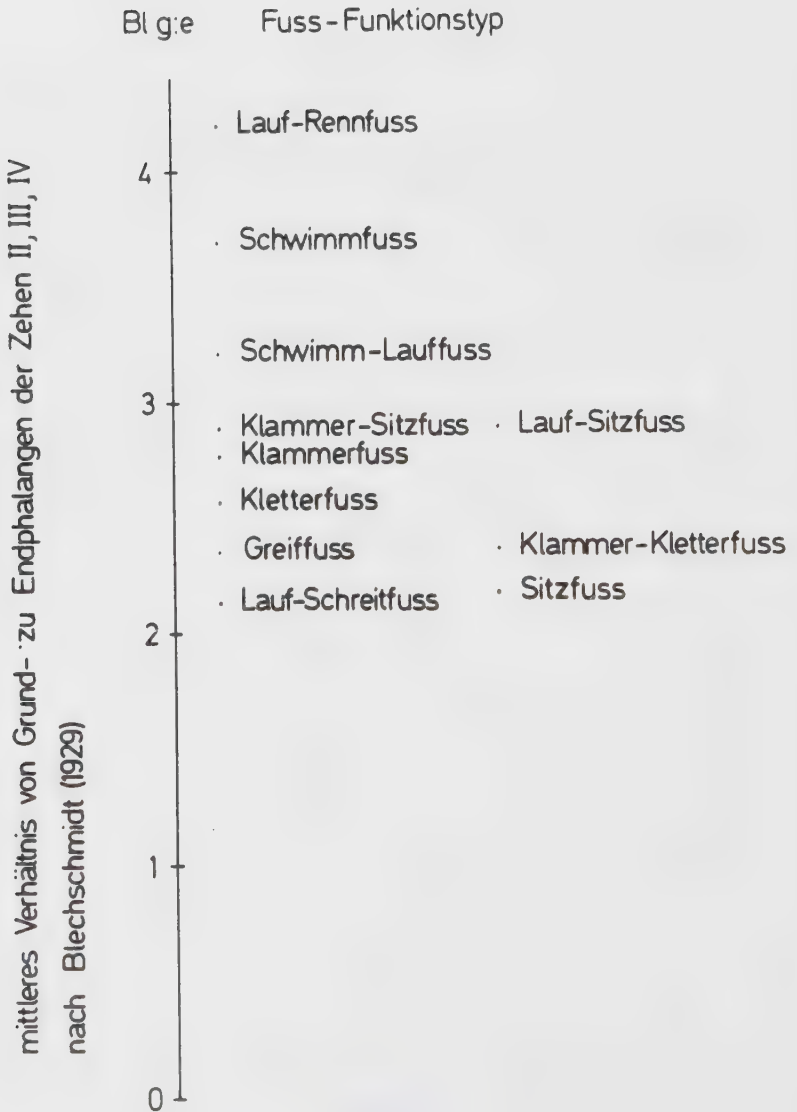


Abb. 7 Durchschnittliches Verhältnis der Blechschmidt-Grund- zu Blechschmidt-Endphalangenlänge der Zehen II, III und IV für die untersuchten Funktionstypen der Vogelfüße

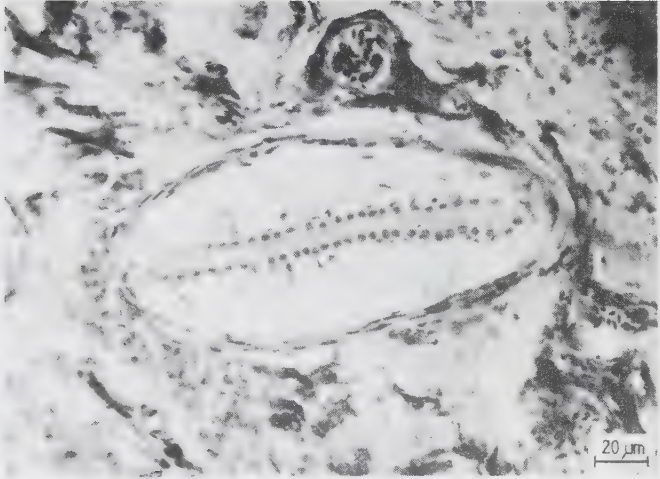


Abb. 8 a

Psittacula krameri, längsgeschnittenes Herbst-
sches Körperchen, HE-Färbung

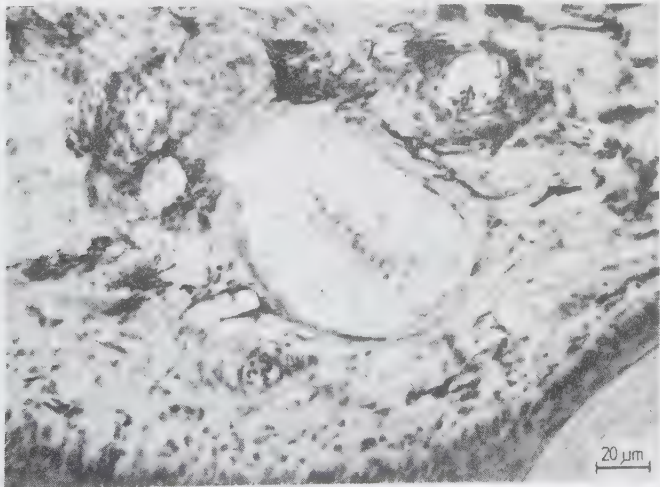


Abb. 8 b

Psittacula krameri, quergeschnittenes Herbst-
sches Körperchen, HE-Färbung

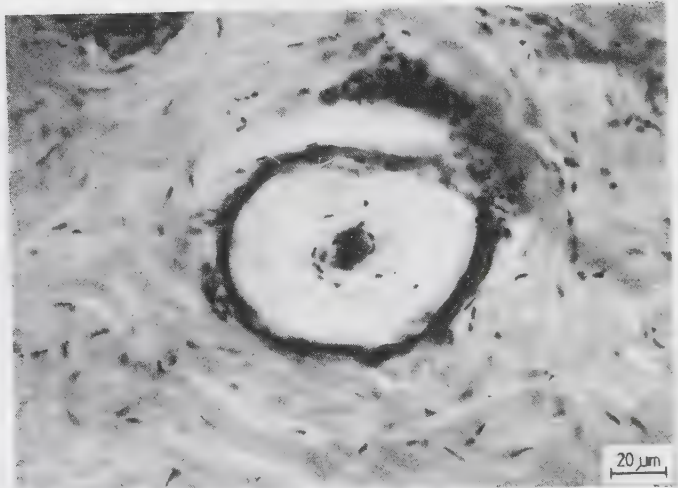


Abb. 8 c

Pernis apivorus, quergeschnittenes Herbstsch'sches Körperchen, HE-Färbung

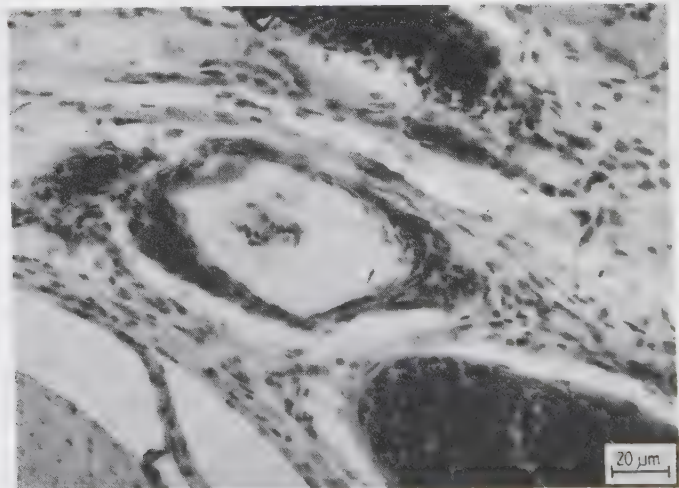


Abb. 8 d

Nucifraga caryocatactes, quergeschnittenes Herbstsch'sches Körperchen, neben Blutgefäß, HE-F.

Tab. 1 Das Untersuchungsmaterial

Ordnung	Art	Geschlecht	Alter	Fuss
Crypturi	Rhynchotus rufescens	?	adult	links
Sphenisci	Spheniscus humboldti	?	12 W.	links
Steganopodes	Phalacrocorax carbo	♂	adult	links
Anseres	Anas platyrhynchos	♀	adult	links
Grues	Fulica atra	?	adult	links
Laro-Limicolae	Larus ridibundus	?	adult	links
Galli	Gallus domesticus	♀	adult	links
Falcones	Pernis apivorus	♂	adult	links
	Falco tinnunculus	♀	iuv.	rechts
Columbae	Columba livia	♂	adult	links
	Geopelia cuneata	?	adult	rechts links
Psittaci	Platycercus degans	♂	adult	rechts links
	Agapornis roseicollis	♂	imm.	rechts
	Melopsittacus undulatus	♀	adult	rechts
	Psittacula krameri	?	adult	rechts
Striges	Asio otus	♂	adult	links
Caprimulgi	Caprimulgus europaeus	?	adult	links
Colii	Colius macrourus	?	adult	links
Macrochires	Apus apus	?	adult	links
	Colibri coruscans	?	adult	rechts links

fortgesetzt

Tab. 1 Das Untersuchungsmaterial (Fortsetzung)

Ordnung	Art	Geschlecht	Alter	Fuss
Pici	Buccanodon leucotis	♂	adult	links
	Jynx torquilla	?	adult	links
	Dendrocopus minor	♂	adult	links
Passeres	Pyrrhuluda leucotis	?	adult	links
	Turdus merula	♀	adult	links
			adult	rechts links
	Acrocephalus palustris	♂	diesj.	links
	Anthus spinoletta	?	adult	links
	Sitta europaea	?	adult	links
	Coccothraustes cocc.	♀	adult	links
	Padda oryzivora	?	adult	links
	Lonchura striata	?	adult	links
	Pica pica	♂	adult	rechts
	Nucifraga caryocatactes	?	adult	links

Tab. 2 Uebersicht über die verschiedenen Zehenstellungen

Zehenstellung	Anatomie	Funktionen	Beispiel
anisodactyl	I nach hinten, II, III, IV nach vorn	Sitz-, Lauf-, Renn-, Schwimm-, Klammer-, Kletterfuss	Passeres Anseres, Grues
zygodactyl	I, IV nach hinten, II, III nach vorn	Sitz-, Kletter-, Klammerfuss	Psittaci Pici
aniso- zygodactyl	I nach hinten, II, III nach vorn, IV nach hinten oder nach vorn (Wendezehe)	Sitz-, Greif- fuss	Striges
heterodactyl	I, II nach hinten, III, IV nach vorn	Sitz-, Kletter- fuss	Trogones
pamprodactyl	I, II, III, IV nach vorn	Kletter-, Klammerfuss	Apodidae
pampro- zygodactyl	II, III nach vorn, I, IV nach hinten oder nach vorn (Wendezehen)	Sitz-, Kletterfuss	Colii
ectropodactyl	I nach hinten, II, III nach vorn, IV seit- lich nach aussen	eigentlicher Kletterfuss	Picinae
syndactyl	I, IV nach hinten, II, III nach vorn, prox. Phalangen von II und III miteinan- der verwachsen	Sitz-, Klammerfuss	Coraciae

Tab. 3 Definition und Berechnung der Blechschmidt- und Rüggeberg-Abschnitte für Grundphalangen (g) und Endphalangen (e) der Zehen II, III und IV (nach Blechschmidt 1929, Rüggeberg 1960).

In der vorliegenden Arbeit wurde die Krallenlänge nicht gemessen. Die Endphalangenlänge wurde nur aus den Längen der entsprechenden distalen Phalangen berechnet.

Tab. 3 Definition und Berechnung der Blechschmidt- und Rüggeberg-Abschnitte
 Legende siehe Seite 108

Grundphalangen g (=prox. Phalangen)	nach Blechschmidt Bl	nach Rüggeberg Rü 1	Rü 2
II. Zehe	Summe Phalangenlänge 1 und 2	Phalangenlänge 1	Phalangenlänge 1
III. Zehe	Summe Phalangenlänge 1 und 2	Phalangenlänge 1	Phalangenlänge 1
IV. Zehe	Summe Phalangenlänge 1, 2 und 3	Summe Phalangenlänge 1 und 2	Phalangenlänge 1
Endphalangen e (=dist. Phalangen)	nach Blechschmidt Bl	nach Rüggeberg Rü 1	Rü 2
II. Zehe	Summe Phalangenlänge 3 und Krallen	Summe Phalangenlänge 2, 3 und Krallen	Summe Phalangenlänge 2, 3 und Krallen
III. Zehe	Summe Phalangenlänge 3, 4 und Krallen	Summe Phalangenlänge 2, 3, 4 und Krallen	Summe Phalangenlänge 2, 3, 4 und Krallen
IV. Zehe	Summe Phalangenlänge 4, 5 und Krallen	Summe Phalangenlänge 3, 4, 5 und Krallen	Summe Phalangenlänge 2, 3, 4, 5 und Krallen

Tab. 4 Verteilungsmuster der Herbstschen Körperchen (HK) in den verschiedenen Funktionstypen der Vogelfüße,

HK Bl g/HK Bl e, bzw. HK Rü g/HK Rü e : Verhältnis von durchschnittlicher Dichte der Herbstschen Körperchen in den proximalen Blechschmidt-, bzw. Rüggeberg-Phalangen zur durchschnittlichen Dichte in den distalen Blechschmidt-, bzw. Rüggeberg-Phalangen der Zehen II, III und IV,

HK o/HK u : Verhältnis der Anzahl Herbstscher Körperchen auf der Oberseite zur Anzahl auf der Unterseite der Zehen,

Bl g:e, Rü g:e : Verhältnis von durchschnittlicher Blechschmidt-, bzw. Rüggeberg-Grundphalangenlänge zur durchschnittlichen Blechschmidt-, bzw. Rüggeberg-Endphalangenlänge der Zehen II, III und IV.

Die Zahlen sind Durchschnittswerte.

Tab. 5 Masse der Herbstschen Körperchen (HK).

Einheit: μm

Die Werte in den Klammern sind die berechneten Standard-Abweichungen.

Durchmesser HK/Zehenhöhe : Verhältnis von durchschnittlichem Durchmesser der Herbstschen Körperchen zur durchschnittlichen Zehenhöhe. Einheit:

$\mu\text{m}/\text{mm}$

Abstand HK-Oberfläche/Zehenhöhe : Verhältnis von durchschnittlichem Abstand der Herbstschen Körperchen von der Oberfläche zur durchschnittlichen Zehenhöhe. Einheit:

$\mu\text{m}/\text{mm}$

Tab. 5 Masse der Herbstschen Körperchen (HK)
Legende siehe Seite 112

	Rhynchotus rufescens	Spheniscus humboldti	Phalacrocorax carbo	Anas platyrhynchos
Durchmesser HK	69.96 (21.90)	90.09 (18.20)	68.08 (21.06)	78.6 (6.0)
Durchmesser HK/ Zehenhöhe	10.43	9.69	8.18	18.19
Breite Aussenkolben	24.92 (10.01)	34.89 (9.04)	24.37 (10.34)	28.8 (3.91)
Durchmesser Innenkolben	14.03 (2.74)	18.09 (3.61)	12.82 (2.04)	12.0 (0)
Breite Kapsel	2.4 (0)	2.49 (0.33)	3.03 (0.73)	3.0 (0.69)
Abstand HK zur Oberfläche	229.66 (43.74)	360.92 (115.21)	287.11 (111.96)	189.6 (39.04)
Abstand HK-Oberfläche/ Zehenhöhe	33.9	40.24	34.5	43.88
n	13	13	19	4
fortgesetzt				

Tab. 5 Masse der Herbstschen Körperchen (HK) (Fortsetzung)
 Legende siehe Seite 112

	Fulica atra	Larus ridibundus	Columba livia	Geopelia cuneata
Durchmesser HK	71.2 (7.71)	56.4 (18.94)	65.6 (15.88)	46.78 (16.95)
Durchmesser HK/ Zehenhöhe	10.9	15.2	13.86	22.37
Breite Aussenkolben	26.4 (6.34)	19.2 (9.76)	24.11 (8.05)	14.0 (6.36)
Durchmesser Innenkolben	12.8 (1.38)	12.3 (1.53)	11.38 (1.39)	11.58 (1.35)
Breite Kapsel	2.8 (0.69)	2.55 (0.42)	4.05 (0.95)	3.55 (1.69)
Abstand HK zur Oberfläche	259.2 (32.28)	164.1 (47.44)	305.64 (93.69)	120.27 (41.15)
Abstand HK-Oberfläche/ Zehenhöhe	39.69	44.23	61.71	59.23
n	3	8	72	87

fortgesetzt

Tab. 5 Masse der Herbstschen Körperchen (HK) (Fortsetzung)
Legende siehe Seite 112

	Platycercus degans r. F.	Agapornis roseicollis	Melopsittacus undulatus	Psittacula krameri
Durchmesser HK	51.74 (14.78)	42.51 (12.26)	43.2 (13.89)	42.92 (18.82)
Durchmesser HK/ Zehenhöhe	16.75	19.73	22.5	13.3
Breite Aussenkolben	17.13 (9.70)	12.83 (9.21)	12.62 (9.12)	12.98 (7.54)
Durchmesser Innenkolben	12.32 (7.95)	11.1 (1.23)	11.23 (1.22)	11.53 (1.35)
Breite Kapsel	2.4 (0)	2.89 (0.66)	3.63 (2.69)	2.66 (0.63)
Abstand HK zur Oberfläche	165.41 (66.79)	139.04 (49.93)	119.38 (37.64)	166.26 (48.80)
Abstand HK-Oberfläche/ Zehenhöhe	53.9	63.33	61.53	51.86
n	59	63	56	95
				fortgesetzt

Tab. 5 Masse der Herbstschen Körperchen (HK) (Fortsetzung)
Legende siehe Seite 112

	Pernis apivorus	Falco tinnunculus	Asio otus	Caprimulgus europaeus
Durchmesser HK	91.98 (24.33)	49.98 (11.56)	62.58 (14.40)	56.16 (15.61)
Durchmesser HK/ Zehenhöhe	11.07	12.19	11.66	32.77
Breite Aussenkolben	35.94 (13.20)	15.54 (6.42)	22.43 (8.70)	21.88 (14.81)
Durchmesser Innenkolben	13.35 (2.12)	12.31 (0.82)	12.36 (1.30)	12.3 (1.91)
Breite Kapsel	3.78 (0.75)	2.50 (0.5)	2.63 (0.48)	2.5 (0.48)
Abstand HK zur Oberfläche	390.62 (136.94)	212.76 (75.08)	199.75 (146.83)	136.99 (38.45)
Abstand HK-Oberfläche/ Zehenhöhe	48.54	52.87	37.31	72.54
n	46	23	26	24

fortgesetzt

Tab. 5 Masse der Herbstschen Körperchen (HK) (Fortsetzung)
Legende siehe Seite 112

	Gallus domesticus	Colius macrourus	Apus apus	Colibri coruscans
Durchmesser HK	87.95 (16.71)	59.84 (15.50)	48.72 (8.83)	33.84 (13.02)
Durchmesser HK/ Zehenhöhe	10.43	23.07	20.64	22.25
Breite Aussenkolben	32.85 (7.05)	20.88 (7.72)	17.28 (4.9)	10.32 (6.2)
Durchmesser Innenkolben	16.22 (2.25)	12.68 (1.93)	9.36 (1.36)	8.16 (1.23)
Breite Kapsel	3.55 (0.92)	2.4 (0)	3.0 (0.63)	2.76 (0.57)
Abstand HK zur Oberfläche	363.31 (76.88)	154.96 (76.57)	115.66 (45.91)	66.46 (41.58)
Abstand HK-Oberfläche/ Zehenhöhe	43.46	55.96	49.0	42.5
n	48	30	10	10

fortgesetzt

Tab. 5 Masse der Herbstschen Körperchen (HK) (Fortsetzung)
Legende siehe Seite 112

	Buccanodon leucotis	Jynx torquilla	Dendrocopus minor	Sitta europaea
Durchmesser HK	45.76 (9.73)	55.2 (11.59)	36.48 (4.61)	44.1 (4.78)
Durchmesser HK/ Zehenhöhe	17.31	19.57	20.04	16.89
Breite Aussenkolben	11.91 (3.95)	19.8 (6.31)	10.08 (2.0)	13.5 (2.85)
Durchmesser Innenkolben	12.49 (1.24)	10.2 (1.2)	11.04 (1.31)	11.4 (1.11)
Breite Kapsel	4.2 (1.05)	2.7 (0.6)	2.4 (0)	2.85 (0.62)
Abstand HK zur Oberfläche	182.29 (51.46)	153.6 (20.83)	91.68 (28.56)	129.6 (45.6)
Abstand HK-Oberfläche/ Zehenhöhe	69.58	54.46	50.37	49.65
n	44	4	5	8

fortgesetzt

Tab. 5 Masse der Herbstschen Körperchen (HK) (Fortsetzung)
Legende siehe Seite 112

	Pyrrhuluda leucotis	Turdus merula	Acrocephalus palustris	Anthus spinoletta
Durchmesser HK	47.15 (9.37)	41.66 (9.36)	42.4 (9.13)	42.05 (7.95)
Durchmesser HK/ Zehenhöhe	30.13	12.81	22.04	20.96
Breite Aussenkolben	14.54 (4.83)	12.40 (4.52)	11.35 (4.14)	12.31 (4.17)
Durchmesser Innenkolben	12.0 (0)	10.98 (1.15)	11.95 (0.82)	11.42 (1.29)
Breite Kapsel	2.75 (0.56)	2.87 (0.75)	2.95 (0.70)	2.81 (0.68)
Abstand HK zur Oberfläche	143.85 (57.97)	222.74 (220.62)	116.0 (39.19)	101.11 (72.9)
Abstand HK-Oberfläche/ Zehenhöhe	99.7	61.18	57.95	50.03
n	17	39	24	23

fortgesetzt

Tab. 5 Masse der Herbstschen Körperchen (HK) (Fortsetzung)

Legende siehe Seite 112

	Coccothraustes coccothraustes	Pica pica	Nucifraga caryocatactes	Padda oryzivora	Lonchura striata	- 120 -
Durchmesser HK	40.13 (5.51)	41.28 (12.1)	48.0 (9.66)	44.85 (9.23)	36.54 (7.72)	
Durchmesser HK/ Zehenhöhe	16.01	9.75	12.13	28.11	26.67	
Breite Aussenkolben	10.66 (2.75)	13.26 (4.94)	14.57 (5.02)	13.5 (4.68)	9.27 (3.24)	
Durchmesser Innenkolben	11.8 (1.31)	10.98 (1.61)	10.91 (2.09)	12.02 (0.97)	12.87 (1.99)	
Breite Kapsel	3.06 (0.61)	2.46 (0.26)	3.2 (0.66)	2.92 (0.69)	2.75 (0.66)	
Abstand HK zur Oberfläche	129.73 (48.41)	239.04 (99.37)	248.26 (115.96)	113.7 (34.52)	102.17 (25.98)	
Abstand HK-Oberfläche/ Zehenhöhe	51.77	56.5	62.72	68.48	77.5	
n	18	20	27	48	44	

CURRICULUM VITAE

Doris Maria Walzthöny

Bürgerin von Oberhelfenschwil, Kanton St. Gallen

24. März 1952 geboren in St. Gallen
- 1959-1965 Primarschule in St. Margrethen
- 1965-1971 Kantonsschule in St. Gallen
- 1971 Abschluss mit Matura Typus B
- 1971-1975 Studium der Zoologie an der Universität
Zürich
- 1975 Diplom in Zoologie
- 1975-1980 Dissertation an der Universität Zürich,
unter der Leitung von Prof. Dr. V. Ziswiler
- ab 1974 Teilzeit-Arbeit zum Lebensunterhalt
- 1974-1976 Tierpflegerin am Biologischen Zentral-
laboratorium, unter der Leitung von
Dr. W. H. Weihe
- 1976-1980 technische Assistentin am Institut für
Zellbiologie, ETH Zürich, unter der Leitung
von Prof. Dr. H. Moor

Besuch von Vorlesungen und Kursen bei folgenden Professoren
und Dozenten:

Zoologie: H. Burla, P. S. Chen, C. Claude, R. Furrer, G. Haas,
H. Hediger, E. Jungen-Hauschteck, H. Jungen, E. Kubli, H. Kummer,
F. Kurt, B. Nievergelt, R. Nöthiger, P. Tardent, H. Tobler,
R. Wehner, V. Ziswiler

Botanik: R. Bachofen, T. Baumann, C. D. K. Cook, P. K. Endress,
H.-R. Hohl, D. Rast, O. Rohweder, F. Schwegler, H. Wanner

Anthropologie/Anatomie: J. Biegert, D. Glaser, E. Koller,
S. Kubik, W. Scheffrahn

Paläontologie: K. Hünemann, E. Kuhn-Schnyder, H. Rieber

Chemie: C. Eugster, H.-J. Hansen, H. R. Oswald, H. Schmid

Mathematik: E. Batschelet, F. Gasser

